(AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT ZU LEIPZIG)

HISTOLOGISCHE UND VERGLEICHEND ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN AN CEPHALOPODEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER KGL. UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

FRITZ RICHARD TIPPMAR
AUS GLAUCHAU

MIT 39 FIGUREN IM TEXT UND TAFEL XV UND XVI

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1913

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Chun und Pfeffer.

Leipzig, den 5. Juni 1913

Der Procancellar
Le Blanc

Sonderabdruck aus »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. 107. Heft 3.

MEINER TREUSORGENDEN MUTTER

UND

DEM ANDENKEN MEINES VATERS

GEWIDMET

Inhalt.

Für die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen sowie für die Überlassung des kostbaren Materials bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Carl Chun, der meine Arbeit auch jederzeit durch seinen fachmännischen Rat unterstützte, zu großem Danke verpflichtet.

Die Arbeit gliedert sich in zwei Abschnitte, in einen histologischen und einen vergleichend anatomischen. In dem ersteren behandle ich den Mantel der Cephalopoden in bezug auf die Anordnung seiner Muskulatur und berichte über Besonderheiten, welche mir bei der histologischen Untersuchung der verschiedenen Formen aufgefallen sind, woran sich eine Schilderung zweier bisher nicht bekannter Leuchtorgane knüpft. Der zweite Abschnitt zerfällt seinerseits in zwei Teile, einen über die Körpermuskulatur, der sich im wesentlichen auf die Arbeiten von Chun (1910), Appellöf (1898) und Brock (1882, 1880) stützt, und eine Untersuchung über die postembryonale Entwicklung von *Calliteuthis reversa.*

Das Material stammt aus der Ausbeute der Deutschen Tiefsee-expedition (1898—99), der Michael-Sars-Expedition (1910) und aus dem zoologischen Museum der Universität Leipzig; ein Stück (*Alloposus mollis*) erhielt ich vom ozeanographischen Museum in Monaco.

In den Bereich meiner Untersuchungen habe ich folgende Arten hereinbezogen:

I. Oegopsiden:

Abraliopsis Morisii
Pterygioteuthis Giardi
Calliteuthis reversa
Stenoteuthis Bartramii
Todaropsis Veranyi
Brachioteuthis Riisei
Mastigoteuthis Hyorti
Chiroteuthis imperator
Doratopsis sagitta
Desmoteuthis

II. Myopsiden:

Sepietta minor
Rossia macrosoma
Heteroteuthis dispar
Sepia offizinalis
Sepia elegans
Loligo marmorae.

III. Octopoden:

Argonauta argo
Tremoctopus violaceus
Tremoctopus atlanticus
Alloposus mollis
Octopus vulgaris
Eledone moschata.

Zur Orientierung verwende ich die sogenannte physiologische.

I. Abschnitt: Histologisches über den Mantel der Cephalopoden.

1. Vorbemerkungen.

Die Körpergestalt der Cephalopoden wird im wesentlichen durch den Mantel bedingt, der zuweilen eine kolossale Größe im Verhältnis zum Kopf erlangt, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht auch das umgekehrte Verhältnis Platz griffe.

Die Hauptmasse des Mantels besteht aus mehr oder weniger kräftig entwickelter Muskulatur, wobei zu bemerken ist, daß sich die einzelnen Muskelfasern zu Muskelschichten zusammenlegen, im Gegensatz zu der eigentlichen Körpermuskulatur, wo sie einzelne Stränge und Stämme bilden, deren im zweiten Teile gedacht werden soll.

Um die Anordnung der Muskelfasern im Mantel näher kennen zu lernen, wurden eine ziemlich große Zahl verschiedener Species untersucht, und es hat sich dabei herausgestellt, daß sie im Prinzip bei allen Formen die gleiche ist; größere Abweichungen findet man nur bei den gallertigen Formen.

Man kann im Mantel vier nach ihrem Verlauf verschieden charakterisierbare Muskelgruppen unterscheiden: eine Ringmuskulatur, die den Hauptanteil an seinem Aufbau nimmt, eine Längsmuskulatur, die ganz verschieden stark entwickelt sein kann, eine Radiär- und eine Hautmuskulatur.

Als erste haben Lebert und Robin (1846) die Muskelfasern der Cephalopoden einer näheren Untersuchung unterzogen. Während sie noch die einzelnen Fasern als Fasern von gleichmäßigem Aussehen beschreiben, erkannte sie dann H. Müller (1853) als deutliche einfache Faserzellen mit einem Kern. Später haben sich eine ganze Reihe von Forschern damit beschäftigt, wobei sich lange Zeit zwei Meinungen gegenüber standen, nämlich, ob man es bei den Cephalopoden mit glatten oder mit quer gestreiften Muskelfasern zu tun habe. Nach den Untersuchungen von Engelmann (1887), Ballowitz (1892) und Marceau (1907) ist klargelegt worden, daß keine dieser Bezeichnungen berechtigt ist, sondern, daß man sie als doppelt schräg gestreifte anzusprechen hat.

Jede Muskelfaser stellt sich sonach als eine spindelförmig lang ausgezogene Zelle dar und zeigt schon bei geringer Vergrößerung eine äußere Rindenschicht, die sich deutlich gegen einen von körnigem Protoplasma erfüllten Hohlraum abhebt. In der Mitte liegt der länglich-ovale Kern, der oft eine ansehnliche Größe erlangen kann. Die

Rindensubstanz ist contractil und besteht aus Fibrillen, die schraubenförmig die protoplasmatische Achse umschließen. An den breitesten Teilen bestehen sie nach MARCEAUS Untersuchungen (1907) ihrerseits wieder aus zwei fast verschmolzenen Fibrillen, an den Enden hingegen nur aus einer einzigen.

Die Zusammensetzung der Rinde verrät sich auf Querschnitten oft dadurch, daß man diese nicht als homogenen, sondern vielfach unterbrochenen Ring erkennt. Schon R. WAGENER (1863) sah an mit Essigsäure behandelten trockenen Cephalopodenmuskeln radiäre Linien der Rinde; BALLOWITZ (1892) bildet Querschnitte nach Goldpräparaten ab, bei denen an jeder einzelnen Faser diese Radiärstreifung zu erkennen ist. Auf einzelnen, nicht auf allen Querschnitten habe ich ebenfalls eine Auflösung der Rinde in kleine Partien bemerkt, diese glich indessen nicht einer Radiärstreifung, sondern ich erhielt Bilder ähnlich einer Perlenkette (Textfig. 1). Vielleicht ist dies aber auf Schrumpfungserscheinungen zurückzuführen.



Textfig. 1.
Chiroteuthis imperator: Querschnitte von Ringmuskelfasern mit Perlschnurstruktur. Vergr. 700.

Die Dicke der Rinde, die an ein und derselben Faser auf dem gleichen Querschnitt im ganzen Umfang dieselbe ist, kann bei den verschiedenen Formen im Verhältnis zum Durchmesser der protoplasmatischen Achse sehr verschieden sein. Man findet im allgemeinen, daß bei den Formen mit derber Muskulatur, wie z. B. bei *Rossia macrosoma* und *Sepia officinalis* die Rinde sehr dick und das Lumen sehr klein ist, während bei Formen mit schlaffer Muskulatur (*Chiroteuthis*) das umgekehrte Verhältnis Platz greift.

Quergestreifte Muskelfasern haben sich nach H. MÜLLER (1853) in den Kiemenherzen und nach GUÉRIN (1908) in den transversalen Muskeln der Decapodenfangarme nachweisen lassen, im Mantel nicht. Nach einer Untersuchung von LAFITTE-DUPONT (1901), die mir leider nicht zugänglich war, kommen im Mantel von *Sepia officinalis* außer den gewöhnlichen Muskelfasern drei andre Arten von Fasern vor. »Die einen sind bandförmig «contournées sur elles-mêmes» und tragen am einen Ende eine birnförmige, zweischichtige Anschwellung, die häufig auch den Kern enthält. Die andern laufen am einen Ende spitz zu und zeigen in ihrem verbreiterten Teil eine wahrscheinlich spiralige Querstreifung. Endlich kommen selten mehrere Zentimeter lange, quergestreifte Fasern vor; in ihnen wechseln kurze, breite, dunkle Streifen mit langen dünnen hellen in regelmäßigen Abständen ab« (Zoolog. Jahresber. 1901).

2. Die Anordnung der Muskelfasern im Mantel.

Ein typisches Bild für die Anordnung der Hauptmantelmuskulatur gibt ein Längsschnitt durch den Mantel von *Rossia macrosoma* (Textfig. 2).

Den Hauptanteil beansprucht die Ringmuskulatur (*mu.circ.*). Die einzelnen Fasern verstreichen hier parallel dem Mantelrande und lassen nur bei einigen Formen mit großem Schalensack den Rücken frei. Sie liegen meist in größere Bündel vereinigt und sind sehr flach gewellt. Oft lassen sie auf Querschnittsbildern große Lücken zwischen sich, doch ist es wahrscheinlich, daß diese nur durch Schrumpfung der Muskelfasern entstehen. Die Angabe von Lebert und Robin (1846), daß die Bündel »durch eine körnichte Interzellularsubstanz« voneinander getrennt seien, »welche in viel größerer Menge als die Muskelsubstanz selbst existiert«, habe ich nicht bestätigt gefunden, sondern die Muskelfasern liegen im allgemeinen sehr dicht beieinander.



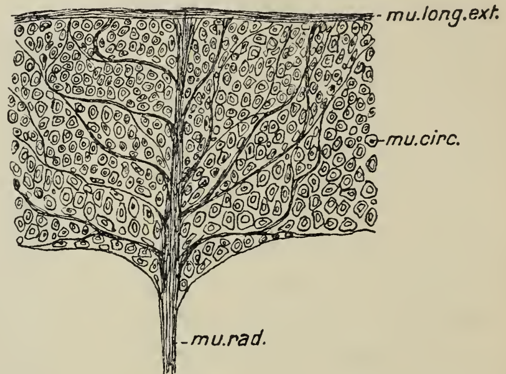
Textfig. 2.

Rossia macrosoma: Mantel im Längsschnitt. Vergr. 58.

Nach außen zu liegt der Ringmuskulatur eine Schicht von Muskelfasern auf, die in der Längsrichtung verstreichen (*mu.long.ext.*). Sie erreicht bei weitem nicht die Stärke der Ringmuskulatur, kann aber bei einzelnen Formen bedeutender entwickelt sein als bei andern. So erlangt sie z. B. bei *Todaropsis Veranyi* am Mantelrande eine große Mächtigkeit, bedeutend größer als z. B. bei *Rossia macrosoma*, sie keilt aber hier in geringer Entfernung davon allmählich aus, so daß nur ein schmaler Ring von Längsmuskeln den Mantelrand umgibt, der übrige Teil aber davon frei ist. Bei *Rossia* hingegen zieht sich die Längsmuskulatur als dünne

Lage durch den ganzen Mantel hindurch und ist nur in nächster Nähe seines Randes etwas verdickt. Vielfach ist nicht nur eine äußere (*mu.long.ext.*), sondern auch eine innere (*mu.long.int.*) Längsmuskulatur vorhanden. Bei *Argonauta argo* ist letztere sogar stärker entwickelt als erstere. Hier findet man auch, daß am Mantelrande beide Lagen ineinander übergehen, während sie meist kurz bevor sie ihn erreichen aufhören (Fig. 9).

Appellöf (1898) fand, daß besonders bei den Sepioladen die Längsmuskelbündel gut entwickelt und über den ganzen Körper verbreitet sind. An meinen Präparaten von *Sepietta minor* habe ich dieses Verhalten bestätigt gefunden, wobei zu bemerken ist, daß die Längsmuskeln (*mu.long.ext.*) ihre größte Dicke gegenüber der Ansatzstelle des Musculus adductor pallii medianus erreichen. Die bei weitem stärkste Entwicklung dieser Fasern haben aber die Octopoden aufzuweisen, wie Schnitte von *Argonauta* (Textfig. 9), *Octopus* (Textfig. 32), *Tremoctopus* und *Eledone* zeigen. Von *Nautilus pompilius* berichtet Owen (1832), daß am dünnen hinteren Teile des Mantels die Fasern hauptsächlich in longitudinaler Richtung angeordnet sind, während er zum Verschließen seiner vorderen Öffnung eine dünne Schicht von Transversalfasern besitzt.

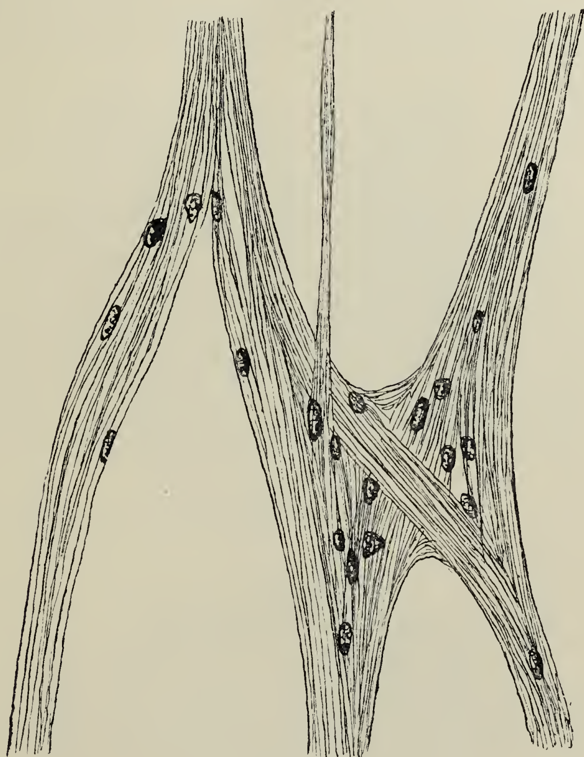


Textfig. 3.
Chiroteuthis imperator: Verzweigung der Radiärfasern.

Rechtwinklig zur Ringmuskulatur und senkrecht auf den Längsfasern verstreichen die Radiärmuskelfasern (*mu.rad.*). Sie bilden gewöhnlich dünne Lamellen, die in regelmäßigen Abständen die Ringmuskulatur durchsetzen. Bei den Formen mit derber Muskulatur geht jede einzelne Lamelle als kontinuierliche Schicht durch den Mantel hindurch parallel seinem Rande. Das Verhalten der Radiärfasern bei den gallertigen Formen wird unten noch geschildert werden.

Die Radiärfasern strahlen büschelförmig bis in die Längsmuskulatur aus, indem sie sich bald geradlinig, bald sich verästelnd zwischen den Ringfasern hindurchdrängen. Besonders schön kann man ihre Verästelung bei *Chiroteuthis imperator* beobachten (Textfig. 3), wo auch

die einzelnen Ästchen zuweilen miteinander anastomosieren. Eine besondere Eigentümlichkeit lassen sie bei *Octopus vulgaris* und *Eledone moschata* erkennen (Fig. 4). Es zeigt sich nämlich, daß sie sich in einer mittleren Region des Mantels zwei- oder dreimal gabeln und mit benachbarten Faserzügen zusammenlaufen, wobei mannigfaltige Überkreuzungen entstehen. Bei der Untersuchung des Mantels von *Desmoteuthis pellucida* fand Chun (1910), daß hier die Kerne der Radiär-

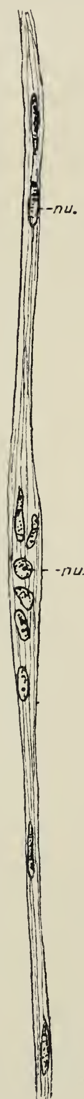


Textfig. 4.
Octopus vulgaris: Radiärfaserkreuzung. Vergr. 1000.

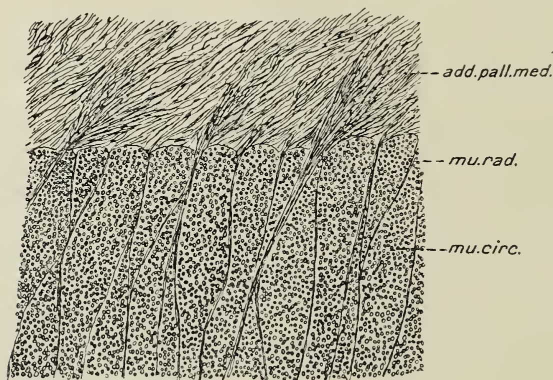
fasern in der Mitte des Mantels liegen und in »verbreiterte Lamellen eingebettet« sind, »von denen die sich gegen die Peripherie verzweigenden Radiärfasern ausstrahlen«. Ein ganz ähnliches Verhalten konnte ich für *Brachioteuthis Riisei* feststellen. Auch hier kann man in der Mitte des Mantels verbreiterte Lamellen bemerken, die scheinbar dadurch hervorgerufen werden, daß sich die Radiärmuskeln auflockern. Auch liegen dort die eigenartig geformten Kerne. Jedoch nicht bei allen Formen liegen die Kerne der Radiärfasern in der Mitte des Mantels.

Wohl erkennt man bei schwacher Vergrößerung eine deutliche Mittellinie, welche durch eine Anhäufung derselben gebildet wird, aber eine genauere Prüfung zeigt, daß auch nach außen oder innen noch vereinzelte Kerne zu bemerken sind, wie es z. B. *Sepia officinalis* oder *S. elegans* zeigt (Textfig. 4 *a*).

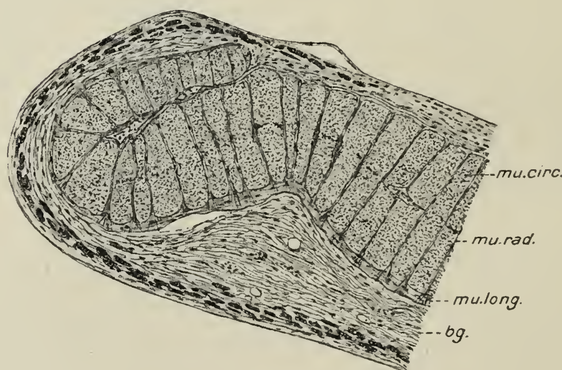
Bei manchen Cephalopoden, die durch den Besitz eines Musculus adductor pallii medianus ausgezeichnet sind, wie z. B. *Tremoctopus violaceus*, *T. atlanticus*, haben die Radiärfasern noch eine besondere Bedeutung insofern, als sie in jenen Muskel einstrahlen und ihn so zu nicht unbeträchtlichem Teile aufbauen helfen (Textfig. 5). Noch innerhalb der Ringmuskulatur zweigen von ihnen kleinere Faserbündel ab, die sich zu



Textfig. 4 *a*.
Sepia officinalis: Radiärmuskelbündel.



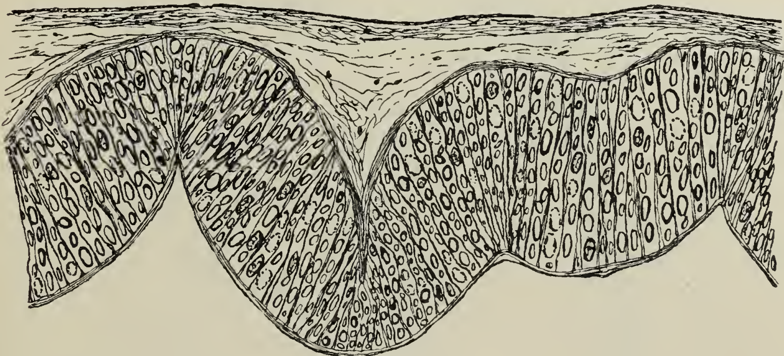
Textfig. 5.
Termoctopus violaceus: Ursprung des *Mu.add.pall.med.*



Textfig. 6.
Sepia officinalis: Mantelrand. Umbiegung.

größeren Komplexen vereinigen und in spitzem Winkel zu ihnen nach vorn verlaufen. Beim Austritt aus dem Mantel an einer Stelle, wo keine innere Längsmuskelfasern nachweisbar sind, verbreitern sich diese Bündel sehr stark und bilden durch neu hinzutretende Fasern verstärkt den Musc. adductor pall. med. Bei andern Formen, z. B. bei *Sepietta minor,* ist keine so innige Verbindung desselben mit dem Mantel vorhanden, sondern er ist relativ selbständig.

An seinem ventralen Rande erleidet der Mantel meist eine Umbiegung, die jedoch zuweilen äußerlich nicht zu bemerken ist, nämlich dann, wenn sie lediglich die Hauptmantelmuskulatur, nicht aber die Cutis in Mitleidenschaft zieht, welch letzteres Verhalten z. B. für *Sepia officinalis* charakteristisch ist (Textfig. 6). Die Umbiegung kann stärker



Textfig. 7.
Desmoteuthis: Mantel im Längsschnitt.

oder schwächer sein, nach innen (*Abraliopsis Morisii, Sepia officinalis, Octopus vulgaris, Tremoctopus violaceus*) oder nach außen (*Todaropsis Veranyi, Chiroteuthis imperator, Rossia macrosoma, Argonauta argo, Loligo marmorae*) erfolgen. Bei *Argonauta* schneidet an der Umbiegungsstelle eine so scharfe Furche in den Mantel ein, daß die Muskulatur außerordentlich verdünnt wird und der Mantelrand rechtwinklig nach außen vorspringt (Fig. 9).

Zuweilen tritt am Mantelrande außerdem ein sehr schmaler und dünner Saum auf, der aber deutlich von ihm abgesetzt ist. Man findet ihn bei *Todaropsis, Abraliopsis, Stenoteuthis,* und in ihm lassen sich sowohl Ring-, als Radiär-, als Längsfasern nachweisen. Bei *Desmoteuthis* verläuft die Hauptmantelmuskulatur nicht glatt, sondern sie ist in eine große Zahl dem Mantelrand paralleler Falten gelegt (Fig. 7). Ich glaube nicht, daß sie auf der durch die Konservierung bedingten Schrumpfung beruht; denn während die gegen die Atemhöhle zu

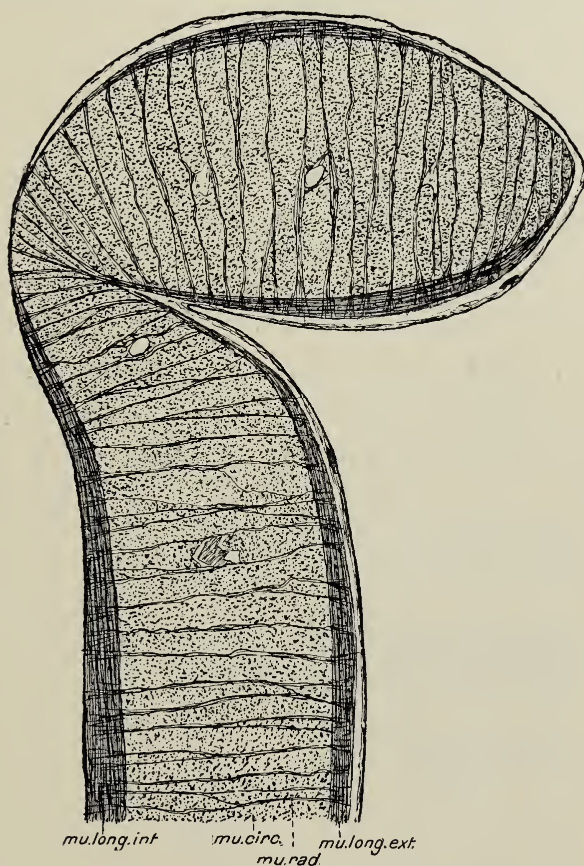
liegende Bindegewebslage mit ihrem Epithel in die Faltung mit inbegriffen ist, nehmen äußeres Epithel und die oberen Lagen der Cutis ihren ungestörten geraden Verlauf.

Auf der dorsalen Seite erscheint der Mantel zuweilen stark reduziert, indem er seine Muskulatur einbüßt und nur noch aus dünnen Lamellen besteht. Diese Umbildung greift Platz bei Formen, die einen Schalensack besitzen, wie z. B. bei *Sepia officinalis*, wo auf dem Rücken durch den gewaltig entwickelten Schulp die Muskulatur des Mantels auf zwei ziemlich schmale seitliche Streifen zurückgedrängt

Textfig. 8.

Querschnitt durch die hintere Körperregion von *Pterygioteuthis Giardi.* (Junges Exemplar) Vergr. 58.

ist. Appellöf (1898) stellte auch bei *Idiosepius*, wo kein Schalensack vorhanden ist, eine starke Verdünnung der dorsalen Mantelpartien fest. Über *Spirula australis* schreibt Chun (1910), daß die Schale durch den Mantel hindurchschimmert. »Es wird dies dadurch bedingt, daß der Mantel sich unter Verlust seiner Muskulatur zu äußerst feinen durchsichtigen Lamellen umbildet, welche mit den unterliegen-



Textfig. 9.
Argonauta argo: Längsschnitt am Mantelrand.

den Partien des Schalensackes verwachsen«. Bei jungen Exemplaren von *Pterygioteuthis Giardi* (Fig. 8), wo der Gladius vorn sehr schmal ist, läßt sich auch die von Muskulatur freie Partie des Rückens als nur schmaler Längsstreifen nachweisen. Nach hinten aber, wo der Gladius zwei seitliche Flügel erhält, nimmt sie zu. Man findet nur jederseits von der dorsalen Firste des Gladius einen dünnen Längs-

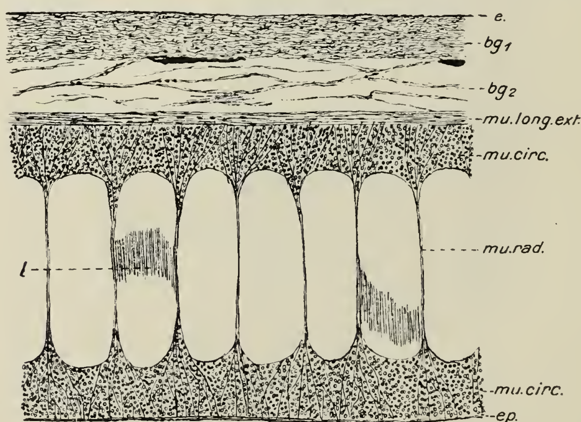
muskelstreifen, der an der dorsalen Seite der Flossenbasis entlang läuft. Auch zwischen dem gering entwickelten Flossenknorpel und dem Schalensack ist die Muskulatur nicht vorhanden, so daß die Flossen dem letzteren direkt aufsitzen. Gegen die Schwanzspitze zu, wo der Gladius nach der Ventralseite herumgreift, findet sich nur ein ganz schmaler Streifen von Muskulatur in der ventralen Mittellinie.

Im Anschluß hieran sei noch einiges über die Nackenverbindung der Octopoden bemerkt. Es beteiligen sich daran nämlich lediglich die äußeren Längsmuskelfasern und die Cutis. Erstere bilden aber an der Stelle wo die übrige Mantelmuskulatur nach hinten umbiegt und in den Musculus collaris übergeht, keine zusammenhängende Schicht mehr, sondern sie sind in eine Reihe von einzelnen Strängen gespalten, die nach dem Kopf hin verstreichen. Bei *Octopus vulgaris* sind sie nicht sehr zahlreich, an den Seiten kräftiger entwickelt als in der Mitte, während *Tremoctopus violaceus* deren eine größere Anzahl aufzuweisen hat, worin er *Eledone moschata* ähnelt.

3. Der Mantel der gallertigen Cephalopoden.

Es sei gestattet, im folgenden auf die Ummodelung des Mantels einzugehen wie sie bei den gallertigen Formen Platz greift.

Zu dieser Untersuchung standen mir drei Oegopsiden, nämlich

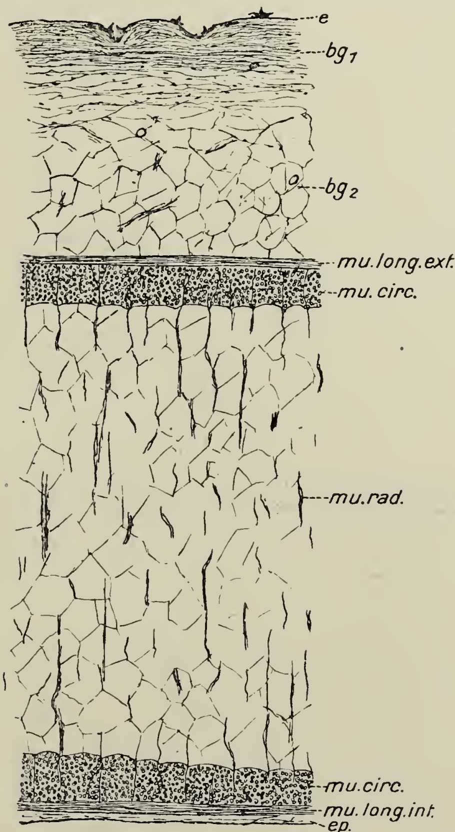


Textfig. 10.

Chiroteuthis imperator; Längsschnitt durch den Mantel. Vergr. 58.

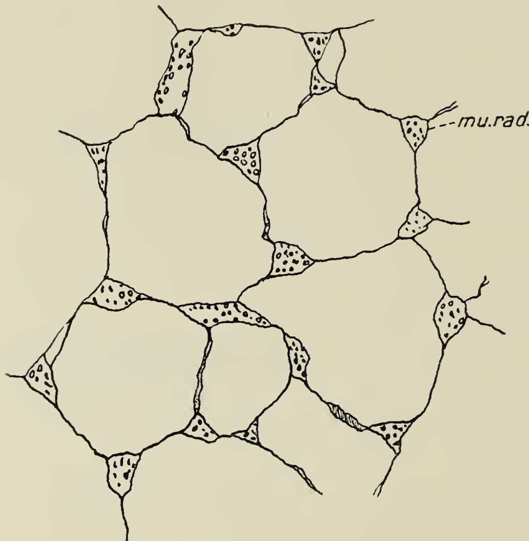
Chiroteuthis imperator und *Doratopsis sagitta* von der Deutschen Tiefsee-expedition und *Mastigoteuthis Hyorti* von der Michael-Sars-Expedition und ein Octopode und zwar *Alloposus mollis* aus dem ozeanographischen Museum in Monaco, zur Verfügung.

Betrachten wir zunächst nur *Chiroteuthis* (Fig. 10) und *Mastigoteuthis* (Fig. 11), so ergibt sich, daß hier die Mantelmuskulatur eine eigenartige Reduktion erfahren hat. Die Ringmuskelfasern, die sonst die Hauptmasse des Mantels ausmachen, sind auf zwei ziemlich dünne Lagen beschränkt, die jede nur ein Siebentel (*Chiroteuthis*) bis ein Fünfzehntel (*Mastigoteuthis*) der Gesamtdicke des Mantels betragen. Dafür ist zwischen sie eine breite Schicht gallertigen Gewebes eingeschaltet. Diese Gallertschicht, welche nach Chun (1902) bei *Bolitaena* eine Dicke von 1 cm erreichen kann, ist fast homogen und nur selten sieht man feine Fasern darin verlaufen. (Eine Ausnahme hiervon zeigt *Alloposus*, worauf ich unten einzugehen habe). Sie wird durchsetzt von den Radiärfasern, welche sich beim Auftreffen auf die äußere bzw. innere Ringmuskelschicht verästeln und sich durch sie hindurchdrängen. Hier bilden sie nicht wie bei Formen mit derber Muskulatur dünne Lagen, die parallel dem Mantelrande verlaufen, sondern sie sind darin auf eine andre Weise orientiert. Legt man nämlich einen Längs- oder Querschnitt durch den Mantel von *Chiroteuthis imperator*, so erhält man Bilder, nach denen es scheint, als bildeten die Radiärfasern in schwache Bündel vereinigt, dünne Säulchen, die zwischen die beiden Ringmuskelschichten eingeschaltet sind, ein Verhalten, welches Joubin (1895) von *Alloposus mollis* beschreibt. Eine andre Vorstellung bekommt man aber, wenn man einen Flächenschnitt betrachtet (Fig. 12). Es zeigt sich dann, daß die Gallertschicht durchsetzt wird von feinen Lamellen, die zu Fünf- oder



Textfig. 11.
Mastigoteuthis Hyorti: Längsschnitt durch den Mantel. Vergr. 58.

Sechsecken zusammenstoßen, wodurch eine wabenartige Struktur entsteht. Bei starker Vergrößerung (Fig. 13) erkennt man nun, daß jede



Textfig. 12.
Chiroteuthis imperator: Flächenschnitt durch die Gallertschicht. (Radiärfasern). Vergr. 200.



Textfig. 13.
Chiroteuthis imperator: Muskelfasern in den Septen und Eckpfeilern. Vergr. 1000.

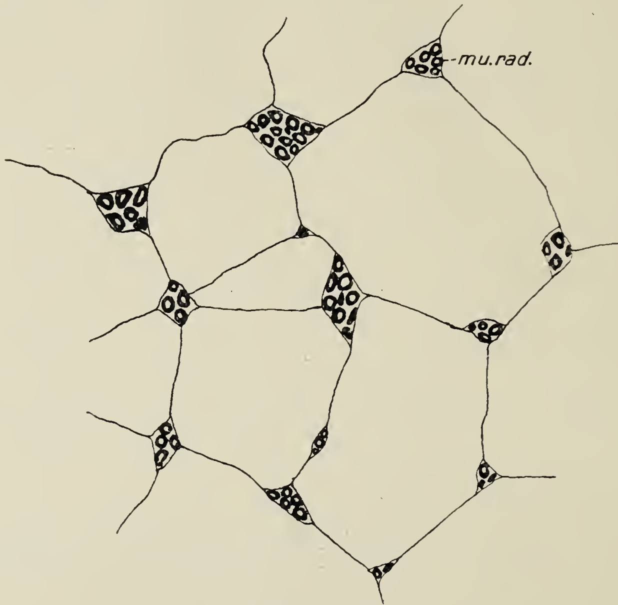
dieser auf den Ringmuskelschichten senkrecht stehenden Lamellen ihrerseits aus zwei parallel verstreichenden feinen Häutchen besteht, welche zwischen sich gerade so viel Raum lassen, daß eine Muskelfaser darin Platz findet. An den Ecken der Waben jedoch gehen die beiden Häutchen etwas auseinander, so daß dort ein meist dreiseitiger Hohlraum, entsteht, der die Gallertlage geradlinig durchsetzt. Während nun in den Wabensepten radiäre Muskelfasern verlaufen, die eine einfache, allerdings nicht überall zusammenhängende Schicht bilden — es kommen Stellen vor, wo zwischen zwei benachbarten Muskelfasern ein größerer Zwischenraum bleibt, und gerade dort erkennt man die beiden feinen Häutchen, die man auch als Primärlamellen bezeichnen könnte, am besten —, ist dafür in den Eckpfeilern Gelegenheit für eine größere Ansammlung gegeben, und so findet man darin etwa 10—30 nebeneinander laufende Muskelfasern vor. Auf diese Weise entstehen die Stützbälkchen, die auf jedem Schnitt sofort auffallen. Zuweilen findet man eine Stelle, wo eine Septenlamelle gerade in der Fläche getroffen ist, und dann sieht man, wie eine große Zahl von Muskelfasern nebeneinander herlaufen (Fig. 10 *l.*).

Da die Radiärfasern stets zwischen zwei Primärlamellen eingeschlossen sind, kommen sie nicht mit dem Gallertgewebe in Berührung, was auch für die Ringmuskel ausgeschlossen ist, da sich an der Grenze zwischen ihnen und der gallertigen Schicht eine sehr dünne strukturlose Membran befindet.

Wenn auch *Mastigoteuthis Hyorti* eine im Prinzip gleiche Ausbildung des Mantels aufzuweisen hat wie *Chiroteuthis*, so findet man doch einige Verschiedenheiten. Bei dieser Form geht nicht jede der Septen als gerade Lamelle durch den Mantel hindurch, da man hier mehrere Schichten von Waben findet. Infolgedessen nehmen auch die Eckpfeiler keinen geraden, sondern einen geknickten Verlauf, so daß man auf Schnitten nur kurze Stücke von ihnen erhält. Während nun aber bei *Chiroteuthis* die Septen stets wieder aus zwei Primärlamellen bestehen, ergibt es sich, daß bei *Mastigoteuthis* nur eine einzige existiert, auf der sich auch keine Radiärfasern nachweisen lassen (Fig. 14). Nur in den Kanten der Waben (und nur sehr selten einmal auf den Septen selbst) teilt sich jede der aneinanderstoßenden Lamellen dichotom und bildet so einen drei- oder vierseitigen Hohlraum, in dem nun eine größere Anzahl von Radiärfasern verlaufen, welche infolge der Anordnung der Waben ebenfalls einen mehrfach geknickten Verlauf nehmen.

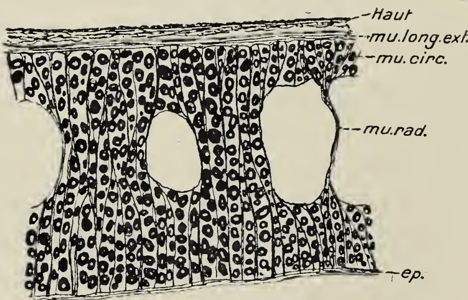
Ein andres Verhalten der Radiärmuskelfasern schildert Chun (1902) von *Bolitaena*. Hier bilden diese »breite Muskelbänder, welche

radiär den Mantel durchsetzen und sich beiderseits in ein Astwerk von Fasern gabeln. Die Breitseiten dieser aus einer großen Zahl parallel nebeneinander verlaufender Fasern gebildeten Muskellamellen ver-



Textfig. 14.
Mastigoteuthis Hyorti: Flächenschnitt durch die Gallertschicht (Radiärfasern). Vergr. 1000.

streichen parallel dem Mantelrande«. Eine Wabenstruktur ist sonach bei dieser Form nicht vorhanden, und man wird hier eher an den Verlauf der Radiärfasern bei den Formen mit derber Mantelmuskulatur erinnert.



Textfig. 15.
Daratopsis sagitta: Mantel im Längsschnitt. Vergr. 58.

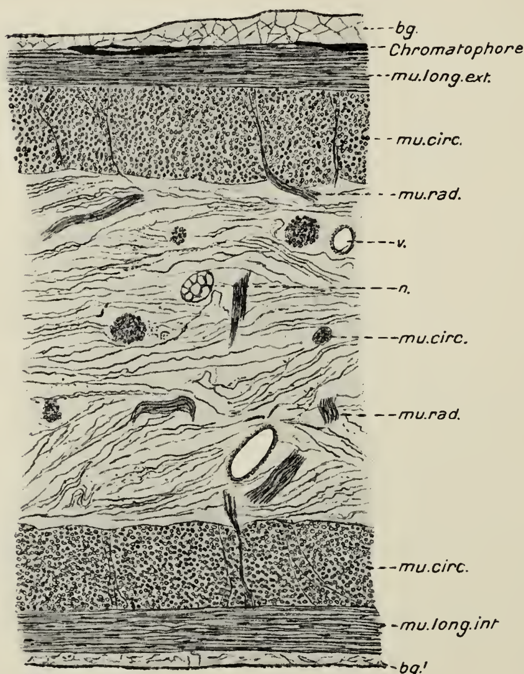
Doratopsis sagitta zeigt im Mantel ungefähr denselben Aufbau wie *Chiroteuthis*; indessen verdient diese Form besondere Beachtung wegen einiger primitiver Charaktere. Es ergibt sich nämlich, daß hier die Gallertschicht noch nicht die starke Entwicklung erlangt hat wie bei *Chirotheuthis* oder *Mastigoteuthis* (Textfig. 15). Dafür sind die beiden Ringmuskellagen relativ dicker, so daß für das gallertige Gewebe im allgemeinen höchstens ein Drittel

der Manteldicke übrig bleibt. Man findet aber Stellen, wo sich die beiden Ringmuskelschichten bis zur Berührung nähern, so daß man dann eine einzige kompakte Ringmuskellage des Mantels vor sich hat. Jedenfalls haben wir hier ein primitives Verhalten vor uns, auf das ich bei der Frage der Entstehung des gallertigen Gewebes noch zurückkommen werde, und das sehr dafür spricht, daß wir es hier mit einer Jugendform von *Chiroteuthis* zu tun haben, eine Ansicht, die besonders Ficalbi (1899) vertreten hat, und der gegenüber auch Chun sich »nicht so ablehnend zu verhalten vermag, wie Pfeffer und Hoyle«.

Den Aufbau des Mantels von *Alloposus mollis* schildert Joubin (1895) und gibt auch die Abbildung eines Durchschnittes. Er unterscheidet von außen nach innen fortschreitend sieben Lagen und zwar 1) eine dünne Bindegewebslage «probablement l'épiderme et le derme», 2) eine Schicht von Transversalmuskelfasern, 3) eine Schicht von Längsmuskelfasern, 4) eine kolossal entwickelte Schicht von vollkommen durchsichtigem Gewebe, in welchem ungezählte Muskelbündel in Form von Säulen verlaufen, die in der Mitte einfach sind, sich aber an ihren beiden Enden verzweigen, 5) eine Lage von Längsmuskelfasern, die in flache Bündel gesondert sind und in Abständen durch Furchen getrennt werden, 6) eine Schicht von «fibres musculaires obliques» und 7) eine dünne Lage von Bindegewebe. Bei dieser Beschreibung steht er indessen zu seiner Abbildung in Widerspruch, wo er als zweite Schicht eine Lage von Longitudinalmuskeln und als dritte eine solche von Transversalfasern bezeichnet. Ferner bildet er als sechste Lage eine Schicht von Transversalfasern ab, nicht wie im Text angegeben von «fibres musculaires obliques».

Nach den Befunden bei *Chiroteuthis*, *Mastigoteuthis* und *Doratopsis* erschien es mir nun befremdlich, daß die Gallertschicht bei *Alloposus*, wie Joubins Abbildung zeigt, nicht zwischen zwei Ringmuskelschichten, sondern zwischen eine Ring- («fibres musculaires transversales») und eine Längsmuskellage eingeschaltet sein sollte. Darum wandte ich mich an die Direktion des ozeanographischen Museums in Monaco und erhielt ein Stück aus dem Mantel von *Alloposus mollis* überlassen. Nach den Schnitten, die ich davon anfertigte stellt sich das Veralten der Mantelmuskulatur allerdings anders dar als die Beschreibung und Abbildung Joubins erkennen läßt. Wie ich vermutete ist nämlich bei *Alloposus mollis* die Gallertschicht tatsächlich zwischen zwei Lagen von Ringmuskulatur eingeschlossen (Fig. 16). Man kann von außen nach innen folgende Schichten unterscheiden:

1) die Epidermis, die meist abgescheuert ist, mit dem Bindegewebe, in dem wenige Muskelfasern nachweisbar sind, 2) eine Schicht von Längsmuskelfasern, 3) eine äußere Ringmuskellage, welche ungefähr doppelt so dick ist als die Längsmuskulatur. Darauf folgt 4) eine außerordentlich stattlich entwickelte Lage gallertigen Gewebes, welches von einer Unzahl fein gekräuselter und verzweigter bindegewebiger Fasern durchzogen wird, die ich bei keiner andern Form in so dichtem Gewirr ausgebildet fand wie hier. Außerdem lassen sich größere Nervenstämme und Blutgefäße darin nachweisen, die hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufen. Recht merkwürdig aber verhält sich die Radiärmuskulatur, welche hier sehr stark rückgebildet ist. Zwischen den Ringmuskelfasern kann man Radiärfasern nur selten als dünne Züge nachweisen, die sich beim Eintritt in die Gallertschicht verlieren, und nur vereinzelt lassen sie sich als stärkere Bündel darin erkennen, wobei sie aber nicht in gestrecktem Verlauf, sondern vielfach gebogen von einer Ringmuskelschicht zur andern ziehen, so daß man auf Schnitten nur Teilstücke erhält. Außerdem findet man in der Gallertschicht ganz regellos verstreut ziemlich kräftige Muskelbündel, die einen ringförmigen Verlauf nehmen. Auf die Gallerte folgt 5) eine innere Ringmuskellage, die ebenso stark ist wie die äußere, hierauf 6) eine wohlentwickelte Schicht von Längsmuskelfasern und schließlich 7) das dünne Bindegewebe mit seinem Epithel.



Textfig. 16.
Alloposus mollis: Mantel im Längsschnitt. Vergr. 58.

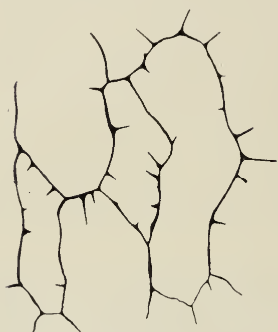
Was nun die Entstehung des gallertigen Gewebes im Mantel der Cephalopoden anbelangt, so muß man annehmen, daß diese Umwandlung von der Mitte des Mantels ausgeht. Wahrscheinlich wird der

Anfang damit gemacht, daß die Radiärfasern von der Mitte aus sich auffasern und zu Lamellen verbreitern, welche dann die Septen liefern, während andre erhalten bleiben, die dann als Säulchen die Gallerte durchsetzen (*Mastigoteuthis*, *Chiroteuthis*, *Alloposus*) oder zwischen die Septenlamellen eingeschlossen werden (*Chiroteuthis*). Gleichzeitig wird aber auch eine Degeneration der Ringmuskulatur zu einem gallertigen Gewebe zu konstatieren sein, wodurch diese schließlich auf zwei mehr oder weniger dünne Lagen zurückgedrängt wird. Die bei *Alloposus mollis* in der Gallerte verlaufenden Ringfaserstränge sind jedenfalls als Reste anzusprechen.

Bei *Doratopsis sagitta* lassen sich alle Stadien der Verdrängung der Ringmuskulatur erkennen, allerdings konnte ich von einer Auffaserung der Radiärfasern, die hier übrigens innerhalb der Ringmuskulatur sehr fein sind, nichts bemerken, hingegen fand ich ein Anfangsstadium bei einem jungen Exemplar von *Tremoctopus atlanticus*. Legt man bei dieser Form Schnitte durch die ventrale vordere Mantelregion, so findet man in den seitlichen Partien je einen Bezirk, in dem sich eine Isolierung und Auflockerung der Radiärfasern verbunden mit einer Rückbildung der Ringfasern nachweisen läßt. Diese Partien erstrecken sich als nicht breite Streifen vom Mantelrande nach hinten konvergierend, bis ungefähr an die Kiemenbasis heran. In ihrem Umkreis ist die Muskulatur noch vollkommen normal ausgebildet; allerdings läßt sich im ganzen Mantel eine leichte Auflockerung der Ringfasern in der Mittelregion erkennen.

Die Ausbildung von Gallertgewebe ist übrigens nicht auf den Mantel beschränkt. Es greift meist auch auf Hals, Kopf, Flossen und Tentakel über. Von allem wird hiervon das Bindegewebe der Cutis sehr stark in Mitleidenschaft gezogen, so z. B. bei *Chiroteuthis* und *Mastigoteuthis* am Kopf, Hals und auf dem Mantel. In den Armen füllt es den Zwischenraum zwischen der Muskelscheide und dem centralen Nervenstrang, der an Muskelsepten aufgehängt ist, aus. In der Halsregion ist es bei den genannten Formen so mächtig entwickelt, daß es die Adductoren des Trichters vollständig unter sich begräbt, was zur Folge hat, daß man diese nur undeutlich durch die Haut schimmern sieht. Bei *Doratopsis sagitta* ist der ganze verlängerte Halsabschnitt gallertig verquollen, und man findet muskulöse Septen, die die Gallerte in großen Abständen durchsetzen, so daß man von einer Wabenstruktur hier nicht reden kann. Diese wird aber deutlicher zwischen den Augen, und auf dem Mantel und den Flossen erkennt man die ziemlich engen Waben sehr gut. Am hinteren Ende des Gladius

werden sie jedoch weiter, und damit nimmt die Durchsichtigkeit in jener Gegend zu. Auf der dorsalen Seite verwischt sich die Wabenstruktur etwas, und man sieht bei rein äußerlicher Betrachtung der Septen von der Kante her, daß sie gebogen und verrundet sind und kleine seitliche Ästchen besitzen (Textfig. 17). Um das kostbare Exemplar zu schonen, konnte ich nicht näher darauf eingehen.



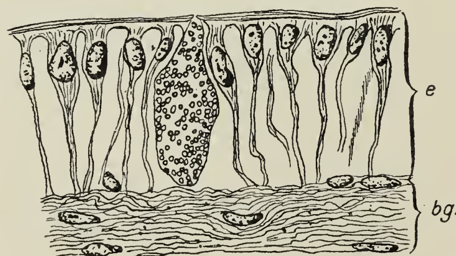
Textfig. 17.
Doratopsis sagitta: Radiärsepten von der Kante gesehen.

Über den Mantel der Cranchien teilt Chun (1910) folgendes mit: »Die Cranchien weisen fast durchweg eine fleischige Beschaffenheit ihres kräftig muskulösen Mantels und der Arme auf. Nur der Mantel von *Taonius pavo* besitzt gallertige Beschaffenheit. Eine solche ist besonders charakteristisch für den Kopfabschnitt der stieläugigen Cranchien mit Einschluß der Gattung *Leachia.*«

4. Das Epithel und das subcutane Bindegewebe.

Die Begrenzung des Mantels nach außen, wie auch gegen die Atemhöhle zu wird von einschichtigem Epithel gebildet, in das vielfach Drüsenzellen eingelagert sind, und das meist von einer Cuticula überzogen wird. Das innere Epithel ist durchweg flacher und dünner als das äußere.

Eingehende Untersuchungen der Haut von *Octopus vulgaris, Sepia officinalis, Sepiola Rondeletii* und *Loligo vulgaris* stellte Girod (1883) an, und ich beschränke mich darauf, auf diese Arbeit zu verweisen. Im allgemeinen ist ja in der Bildung des Epithels bei den einzelnen Formen wenig Unterschied vorhanden. Ich möchte nur auf dasjenige von *Rossia macrosoma* aufmerksam machen (Textfig. 18). Auf Querschnitten durch die Haut findet man hier Zellen, die sehr lang ausgezogen sind, und die sich nur dicht unter der Cuticula gegenseitig berühren. Nach innen zu verjüngen sich aber diese Zellen ihrerseits so stark, daß sie nur dünn, fast fadenförmig erscheinen



Textfig. 18.
Rossia macrosoma: Äußeres Mantelepithel.

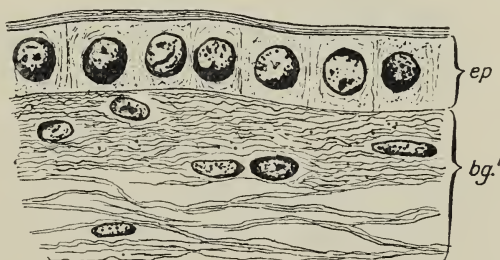
und zwischen sich Hohlräume lassen, die breiter sind als der Durchmesser des verdünnten Teiles der Zellen beträgt, und in denen vielfach Drüsenzellen zu bemerken sind. Die Kerne liegen an ihrer breitesten Stelle dicht unter der Cuticula und zwar alle in annähernd derselben Höhe, so daß man eine kontinuierliche Kernschicht auf dem Schnitt verfolgen kann. Sie sind rundlich oval, manchmal nierenförmig gestaltet und sehr reich an Chromatin. Bei Betrachtung mit schwacher Vergrößerung scheint jeder der Kerne auf einem Stiel zu sitzen. Das Protoplasma in dem äußeren verbreiterten Teile der Zelle zeigt eine netzförmige Struktur, während es in dem stielförmigen Abschnitt eine feine Längsstreifung erkennen läßt (Textfig. 19).



Textfig. 19.
Rossia macrosoma: Einzelne Epithelzelle. Vergr. 700.

Das äußere Epithel von *Sepietta minor* ist ähnlich gestaltet. Nur ist es von geringerer Regelmäßigkeit insofern, als die Kerne nicht in der gleichen Höhe liegen, da die Zellen verschieden lang sind, wodurch auch bewirkt wird, daß die Cuticula nicht geradlinig, sondern stark ein- und ausgebuchtet ist.

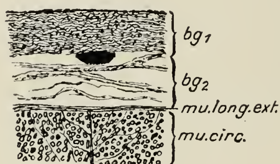
Auch das innere Mantelepithel von *Rossia macrosoma* fällt durch seine Regelmäßigkeit ins Auge (Textfig. 20). Man findet fast genau kubische Zellen, die einen gewaltigen kugelrunden Kern enthalten. Dieser besitzt seinerseits eine starke Membran und reichlich Chromatin, welches an der inneren Fläche stark angehäuft ist. Außerdem läßt sich eine deutliche Basalmembran nachweisen.



Textfig. 20.
Rossia macrosoma. Inneres Mantelepithel.

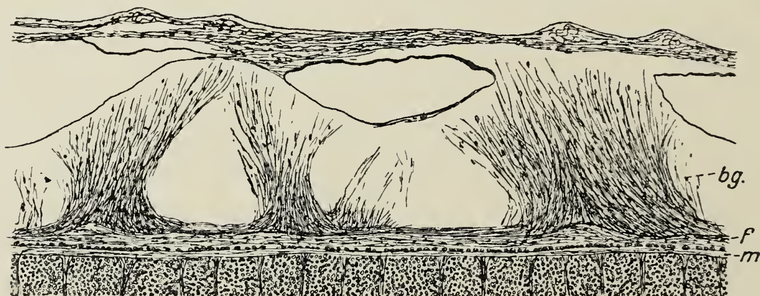
Unter der Epitheldecke liegt das subcutane Bindegewebe, die Cutis. Wir finden es zum ersten Male geschildert bei Delle Chiaje (1825). Später untersuchte es Leydig bei *Loligo* und *Sepiola* und fand, daß es »im frischen Zustande nahezu den Charakter des Bindegewebes der Wirbeltiere« aufweist und aus »homogenen Lamellen besteht, die sich leicht falten und kräuseln und dadurch scheinbare Faserzüge hervorrufen«. Nicht immer ist die Cutis von faserig-welliger Struktur, sondern sie erlangt bei einigen Oegopsiden und Octopoden

eine gallertige Konsistenz. Die Haut von *Bolitaena* erlangt nach Chun (1902) dadurch eine solche Transparenz »als ob man es mit einem durchsichtigen Heteropoden zu tun hätte«, während bei andern Formen die Gallerte eine milchige Trübung zeigt, die durch feine Fasern hervorgerufen wird. Hand in Hand mit der gallertigen Verquellung der Cutis geht meist eine ganz beträchtliche Dickenzunahme, so daß sie z. B. an einigen Stellen bei *Mastigoteuthis* ein Drittel der Gesamtdicke des Mantels ausmacht.



Textfig. 21.
Chiroteuthis imperator: Cutis. Vergr. 58.

Vielfach ist die Cutis recht deutlich in zwei Schichten gesondert. Bei *Chiroteuthis imperator* z. B. (Textfig. 21) findet man eine äußere dichte Schicht (bg_1), welche aus vielen sehr feinen und gewellten Bindegewebsfasern besteht und sich durch den Besitz zahlreicher Kerne vor einer inneren (bg_2) ebenso dicken Lage auszeichnet, die einen lockeren Aufbau aus breiteren Fasern mit gallertiger Verquellung zeigt und nur wenige Kerne enthält. An der Grenze zwischen beiden Schichten liegen die Chromatophoren.

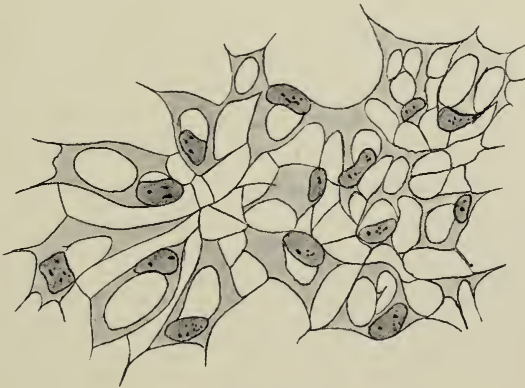


Textfig. 22.
Todaropsis Veranyi: Cutis. Vergr. 58.

Eine merkwürdige Struktur weist das Bindegewebe der Haut von *Todaropsis Veranyi* auf (Textfig. 22). Man findet mit Safranin gut färbbare Büschel sehr feiner Faserzüge, die reichlich Kerne enthalten und protuberanzenartig in mehr oder weniger geschwungenem Verlauf gegen die Epidermis ausstrahlen. Sie scharen sich aus Fasern zusammen, die ihren Ursprung aus einer dünnen faserigen Schicht (*f*) des Cutisgewebes nehmen, welche selbst wieder einer sehr dünnen, stark lichtbrechenden Membran (*m*) aufliegt, die eine feine fibrilläre Struktur erkennen läßt und keine Kerne enthält. An diese Membran, welche der Ringmuskulatur direkt aufliegt, setzen sich auf der Innen-

seite die Radiärfasern an, während ihr nach außen zu eine scharf ausgeprägte einfache Schicht großer Kerne benachbart ist. Diese Kerne gehören großen Zellen an (Textfig. 23), deren Protoplasma Vacuolen enthält, die von Protoplasmabrücken hier und da durchsetzt werden, während sie untereinander durch fadenförmige Fortsätze zusammenhängen, so daß ein netzartiger Komplex entsteht.

Die oben erwähnte Membran, die sich auch bei *Sepia officinalis*, *Brachioteuthis Riisei* und *Desmoteuthis* nachweisen läßt, beschreibt Rabl (1910) von *Eledone Moschata* als »dünne Platte, die aus einer in Hämalaun graublau sich färbenden homogenen Masse besteht, in der im Flächenbild kreisrunde Zellen mit roten Körnchen in einfacher



Textfig. 23.

Todaropsis Verangi: Bindegewebszellen von der Fläche gesehen.

Schicht eingelagert sind«. Wie schon gesagt, fand ich bei *Todaropsis* in der Membran selbst keine Kerne vor.

Das Cutisgewebe von *Heteroteuthis dispar* ist insofern interessant, als es aus zwei Schichten besteht, von denen die innere den typischen Aufbau aus flach gewellten Faserzügen zeigt, während die äußere sich durch große Hohlräume auszeichnet, die durch dünne Lamellen gegeneinander abgegrenzt sind, wodurch eine wabenähnliche Struktur hervorgerufen wird. An einigen Stellen sind diese Hohlräume mächtig entwickelt. Muskelfasern lassen sich in diesem Gewebe nicht nachweisen, und auch Kerne sind nur sehr spärlich vorhanden. Sein Vorkommen erstreckt sich nur auf die hintere Hälfte der ventralen Manteloberfläche und auf die Unterseite der Flossen, auf deren dorsalen Flächen es nur schwach angedeutet ist; auf der übrigen Manteloberfläche läßt es sich nicht mehr nachweisen. In dem Winkel, den die Flossen mit

den seitlichen Partien des Mantels bilden, ist dieses Gewebe sehr engmaschig, während es nach der Dorsalfläche hin, seitlich von ihrer Mittellinie die größten Hohlräume aufweist.

Einen wabenartigen oder besser schwammigen Aufbau trägt auch die Cutis von *Mastigoteuthis Hyorti* zur Schau und zwar an solchen Stellen, wo die unten zu erwähnende Pflasterung der Haut nicht oder nur schwach ausgebildet ist. Man findet hier aber das umgekehrte Verhalten als bei *Heteroteuthis* insofern, als die äußere Region eine kompaktere faserige Struktur besitzt (bg_1, Fig. 11), ähnlich wie bei *Chiroteuthis*, während sich das schwammige Gewebe, in dem verschiedentlich Hautmuskelfasern verlaufen, in unmittelbarer Nachbarschaft der



Textfig. 24.
Abraliopsis Morisii: Bindegewebszellen.

Hauptmantelmuskulatur nachweisen läßt. Übrigens verhält es sich hier, wie auch bei andern Formen, nicht auf dem ganzen Mantel gleich. So findet man z. B. auf der ventralen Seite der Flossen, nahe ihrer Ansatzstelle keine derartige Struktur ausgebildet.

Die Bindegewebszellen der Haut von *Abraliopsis Morisii* (Fig. 24) und *Brachioteuthis Riisei* liegen in einer Grundmasse verstreut, die als stark entwickelte Intercellularsubstanz aufzufassen ist. Untereinander sind sie durch in der Regel zwei lange Ausläufer verbunden,

so daß ziemlich lange, oft zu vier oder fünf parallel nebeneinander laufende Ketten entstehen, was besonders für *Abraliopsis* charakteristisch ist. Es kommen indessen auch Zellen vor, die mehr als zwei Fortsätze besitzen, und dann entsteht ein netzartig verzweigter Komplex, der auffallend an einen Nervenplexus erinnert. Die Kerne der Zellen sind bei Safraninfärbung wie auch bei Behandlung mit Eisenhämatoxylin sehr selten zu erkennen, und das Protoplasma erweist sich als ziemlich grobkörnig.

5. Über die Pflasterung (Schuppenbildung) der Haut.

Die hier zu besprechenden Strukturen verdienen insofern Interesse, als sie bei extremer Ausbildung den Anschein einer Schuppenbildung erwecken. Tatsächlich hat denn auch JOUBIN (1895) eine Gattung *Lepidoteuthis* aufgestellt und sie als einen beschuppten Cephalopoden ausführlich beschrieben und abgebildet. Von vornherein möchte ich nun aber darauf aufmerksam machen, daß diese Hautgebilde lediglich bei äußerlicher Betrachtung den Anschein einer Beschuppung erwecken, während sich aus ihrem inneren Bau, den JOUBIN in einer Abbildung zu versinnlichen sucht, welche einen Querschnitt durch eine solche »Schuppe« darstellt, keinerlei Anhaltspunkte für diese Deutung ergeben; denn um ein Hautgebilde als Schuppe anzusprechen, dazu gehören doch andre Charaktere als die, welche sich auf Grund seiner Abbildung ergeben.

Gewissermaßen in einem ursprünglichen Stadium und weniger regelmäßig ausgebildet als bei *Lepidoteuthis* findet sich diese Hautstruktur als Pflasterung oder Felderung bei einigen andern Cephalopoden. So bildet sie PFEFFER (1912) von *Tetronychoteuthis Dussumeri*, *T. Massaye* und *Moroteuthis ingens* ab. In einer demnächst erscheinenden Arbeit in den Ergebnissen der MICHAEL-SARS-Expedition beschreibt CHUN (der mir Einsicht in das Manuskript gestattete) eine neue Species von *Mastigoteuthis* als *M. Hyorti*, von der zwei Exemplare in Fig. 25 und 26 von der Ventralseite abgebildet sind. Man findet die Hautoberfläche dieser Tiere durchzogen von tiefen Furchen, die zwischen sich rundliche oder polygonal umgrenzte Erhebungen lassen, und die zuweilen selbst auf der tief liegenden Mantel- oder Flossenmuskulatur ihre Eindrücke hervorrufen. Es erweckt den Anschein, als ob diese eigenartige Struktur durch den Druck des Netzes entstanden sei, indem sich dessen Maschen in die weiche Haut des Tieres eingedrückt hätten. Daß dem nicht so ist, erhellt schon aus den auftretenden Unregelmäßigkeiten in der Größe der Pflaster, sowie daraus, daß sie

auch an Stellen, die nicht mit dem Netz in Berührung kommen konnten, wie am Trichter und in den tiefen Gräben, welche sich zwischen den gewaltig entwickelten Flossen und den seitlichen Partien des Mantels



Textfig. 25.

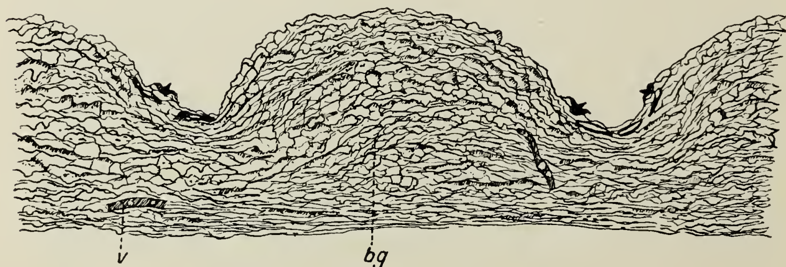
Mastigoteuthis Hyorti Chun, von der Ventralseite.



Textfig. 26.

Mastigoteuthis Hyorti Chun, von der Ventralseite.

hinziehen, sich nachweisen lassen. Ebenso zeigte eine eingeforderte Netzprobe, daß dessen Maschen größer waren als die hier vorhandenen Pflaster, die auch bei den einzelnen Exemplaren erheblich in ihrer Größe variieren. Auf der Bauchseite sind die Furchen weniger regelmäßig entwickelt als auf dem Rücken. Während sie ventral die Hautoberfläche in mehr oder minder unregelmäßige polygonale blasige Erhebungen teilen, zwischen denen einzelne kleinere verstreut liegen, lassen sich dorsal zwei ausgeprägte Furchensysteme erkennen, welche mit der Längsrichtung des Tieres einen Winkel von 45° bildend sich rechtwinklig schneiden. Dieses Verhalten kann aber bei verschiedenen Exemplaren etwas variieren, insofern als auch die Felderung der Bauchseite regelmäßiger sein kann, und dadurch, daß die Furchen gebogen und mit Seitenzweigen ausgestattet erscheinen. So kommt es, daß man neben großen annähernd rechteckigen Feldern kleine runde oder längliche Blasen erkennt, die von seichteren Furchen umrandet sind. Wo aber die beiden Hauptfurchensysteme gut ausgeprägt sind, läßt



Fextfig. 27.

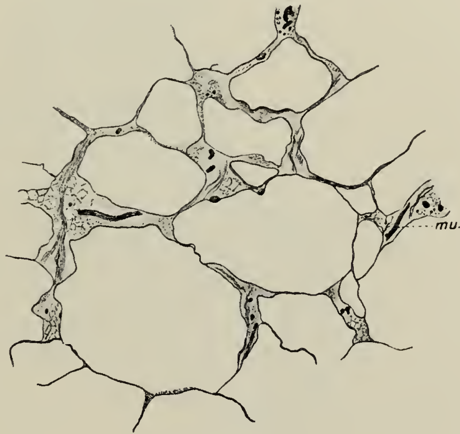
Mastigoteuthis Hyorti: Querschnitt durch die Haut.

sich konstatieren, daß sie sich in gleicher Richtung vom Mantel auf die Flossen fortsetzen, obgleich sie auf ihrer ventralen Fläche nur angedeutet sind. Aber auch auf Kopf und Arme greifen sie über, so daß man eine Furche in gleicher Flucht vom Hinterrande der Flosse schräg über den Mantel ziehend bis über den Kopf nach den Armen verfolgen kann. Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Wandungen nicht sehr steil sind, sondern schräg gegen den Boden der Gräben abfallen, und daß die Oberfläche der Pflaster nach außen vorgewölbt ist.

Was nun den histologischen Bau dieser Gebilde (Fig. 27) anbelangt, so sei zunächst des Epithels gedacht. Man findet es nur selten vor, obwohl man annehmen muß, daß es ursprünglich die Pflaster und

Furchen umkleidet hat. Manchmal lassen sich Epithelzellen in den Furchen, wo sie geschützter liegen als auf der Oberfläche der Pflaster, nachweisen, aber im allgemeinen sind sie abgescheuert. Auch die braunroten Chromatophoren und die unten zu schildernden Hautorgane sind fast nur in den Furchen (und auf der ventralen Fläche der Flossen) vorhanden. Nach Lönnbergs (1898) Untersuchungen ähnlicher Gebilde von *Onychoteuthis ingens* kleidet das Epithel bei jener Form nicht die Furchen aus, sondern es überspannt sie zusammen mit einer Lage von Bindegewebe, in dem sich Muskel und Chromatophoren befinden. Man kann somit bei dieser Form nicht eigentlich von Furchen sprechen, denn die Zwischenräume zwischen den Gebilden, die den Pflastern von *Mastigoteuthis* entsprechen, und die im Gegensatz zu dieser Art und im Einklang mit den »Schuppen« von *Lepidoteuthis Grinaldi* senkrechte Wandungen besitzen, werden ausgefüllt "by a very delicate tissue".

Das Gewebe nun, welches die blasigen Erhebungen, die Pflaster aufbaut, setzt sich zusammen aus dicht nebeneinander liegenden stark gefältelten Fibrillen und Lamellen, welche auf Transversalschnitten annähernd parallel verlaufen. Legt man aber einen Tangentialschnitt hindurch (Textfig. 28), so findet man ein dichtes Netzwerk von nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern, in dem sich hier und da Kerne, Muskelfasern und selten Gefäße erkennen lassen. Zwischen den Faserzügen und Lamellen befinden sich große und kleine vacuolenartige Hohlräume.



Textfig. 28.

Mastigoteuthis Hyorti: Flächenschnitt durch die Haut.

Betrachtet man die Faserzüge auf einem Querschnitt, so findet man, daß sie dort, wo eine Furche in die Haut einschneidet enger aneinander gedrängt sind, als sonst und gegen deren Boden hin verlaufen, unter dem aber eine dünne Lage des Gewebes ungestört hinweg zieht.

Eine Erklärung für die physiologische Bedeutung der Haut-

pflasterung gibt LÖNNBERG (1898), und es sei gestattet diese Stelle hier wörtlich anzuführen, wenn damit auch nicht gesagt sein soll, daß diese Deutung eine befriedigende ist. Er schreibt auf Seite 59: "I think, that it is an arrangement of adaption with regard to the hydrostatic pressure, when the animals descend to great depths. The papillae are rather strongly innerved and provided with muscular elements by which the tension of the organ may be regulated. It seems therefore probable, that it has, at least partly, a sensory function, and that this consists in helping the animal to apprehend the strength of the hydrostatic pressure."

6. Hautorgane.

Im Gegensatz zu *Mastigoteuthis glaukopis* kommen bei *M. Hyorti* keine Leuchtorgane in der Haut vor, aber kleine kegelförmige Höcker,



Textfig. 29.
Tremoctopus violaceus: Hautorgan.

die den von CHUN (1910) bei *M. cordiformis* beschriebenen homolog sind, aber hier einen etwas komplizierteren Bau zeigen. Sehr überrascht war ich, als ich bei *Tremoctopus violaceus* die Haut von Gebilden übersät fand, die denen von *M. cordiformis* in weitgehendem Maße ähnelten. Anfangs glaubte ich, daß sie von den Forschern übersehen

worden seien; indessen fand ich in einer Arbeit von H. Müller (1853) eine diesbezügliche Angabe. Er schreibt: »konische Papillen auf der Haut kommen bei *Tremoctopus violaceus* vor. Sie bestehen aus einem netzartig-blasigen Gewebe, welches auch sonst vorkommt und bei den ganz durchsichtigen Arten fast ausschließlich die oberflächliche Substanz bildet.« Näher geht er nicht auf den Bau dieser Gebilde ein, und ich habe auch nirgends etwas darüber finden können.

Legt man einen Längsschnitt durch einen solchen kegelförmigen Höcker von *Tremoctopus violaceus*, so erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 29), daß er sich aus einer Anzahl von Zellen aufbaut, die einen großen, rundlich ovalen Kern besitzen und durch eine ziemlich dicke, stark lichtbrechende Membran voneinander getrennt sind. Diese Membran überzieht die ganze Oberfläche der Höcker und greift auch auf die Haut über, indem sie unter dem Epithel eine kontinuierliche Lamelle bildet. Da die Epithelzellen meist abgescheuert sind und nur selten an der Basis der Organe, die sie ursprünglich überzogen, erhalten sind, bildet wahrscheinlich diese Lamelle einen Schutz für das darunter liegende Cutisgewebe. Des öfteren findet man, daß die Zellen gegen die Spitze der Höcker weitlumiger sind als an der Basis, und daß sie dann besonders gut den großen Kern erkennen lassen.

Bei keinem andern untersuchten Octopoden (*O. vulgaris*, *O. defilippi*, *Eledone moschata*, *Tremoctopus atlanticus*) ist es mir gelungen, ähnliche Bildungen der Haut nachzuweisen. Hingegen fand ich sie, wie schon erwähnt, bei *Mastigoteuthis Hyorti* (Taf. XV, Fig. 3). Sie zeigen hier einen etwas komplizierteren Bau als bei *M. cordiformis* und *Tremoctopus violaceus*, ähneln aber ersteren insofern mehr, als sie ebenfalls aus sehr flachen lang gezogenen Zellen bestehen und ungefähr die gleiche Größe haben, hierin also den Hautorganen von *Tremoctopus* nachstehen, obgleich auch diese mit bloßem Auge nicht wahrnehmbar sind. Sie repräsentieren sich sonach als kegelförmige Gebilde, die etwas schlanker gebaut sind als diejenigen von *M. cordiformis*, deren Basis sich jedoch schüsselförmig verbreitert, und aus deren Mitte der centrale Kegel emporragt. Ein Längsschnitt ergibt ein Bild, wie es auf Taf. XV in Fig. 2 dargestellt ist. In der Ringförmigen Vertiefung, welche den Centralkegel umgibt, sind oft noch die Epithelzellen erhalten geblieben, die ursprünglich das ganze Gebilde überzogen. Die Zellen, welche das Organ aufbauen, sind sehr flach und leicht gebogen. Sie lassen selten einen Kern erkennen und sind auch schwer voneinander zu trennen, zumal ihnen eine so starke Mem-

bran fehlt, welche die Hautorgane von *Tremoctopus violaceus* auszeichnet. Wie man auf Querschnitten durch den Centralkegel erkennt, sind sie konzentrisch um eine ideale Hauptachse angeordnet. Gegen die Basis zu nehmen die Zellen mehr und mehr eine zur Oberfläche schräge und in der Basalscheibe schließlich senkrechte Stellung ein.

Im übrigen ist die Gestalt der Organe nicht ganz gleichartig; man findet bei einigen eine breitere Schüssel als bei andern, deren Dicke auch erheblichen Schwankungen unterworfen sein kann. Sie setzen sich scharf von dem sie umgebenden Cutisgewebe ab, in das die Basalscheibe etwas eingesenkt ist. Wie bei *M. cordiformis* so handelt es sich auch hier um »ein modifiziertes Bindegewebe der Unterhaut«. Es ist mir nie gelungen Entwicklungsstadien von ihnen festzustellen, sondern stets fand ich sie in der definitiven Form, in nicht sehr großer Menge über die Haut verstreut, vor. Eine größere Ansammlung von ihnen läßt sich an den Wänden der Hautfurchen nachweisen.

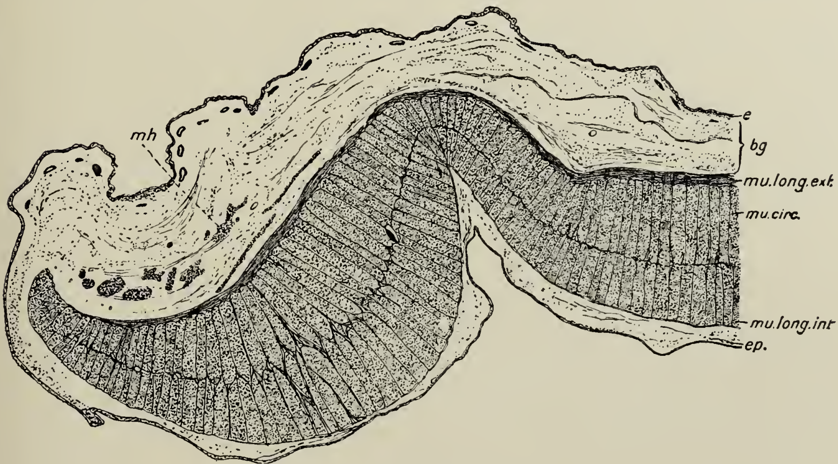
Welche Funktion diesen Organen, die rein äußerlich betrachtet lebhaft an die Placoidschuppen der Selachier erinnern, zukommt, ist schwer zu sagen. Anfangs hielt sie CHUN für kleine Leuchtorgane, indessen fand er diese Annahme nicht bestätigt, »da ihnen alle charakteristischen Nebenapparate fehlen«, welche sonst die Leuchtorgane aufzuweisen haben.

7. Die Hautmuskulatur.

In das Bindegewebe der Cutis ist die Hautmuskulatur, zu der auch die contractilen Ausläufer der Chromatophoren zu rechnen sind, eingebettet. Sie weist bei den verschiedenen Formen sehr weitgehende Verschiedenheiten auf. Einmal kann sie ein unregelmäßiges Geflecht von kreuz und quer verlaufenden Fasern bilden, wie es z. B. bei *Chiroteuthis imperator*, *Rossia macrosoma* und *Todaropsis veranyi* der Fall ist, wobei allerdings bei der letzteren Form eine gewisse Differenzierung insofern eingetreten ist, als die in der Längsrichtung verlaufenden Muskelfasern als etwas dickere Stränge deutlicher hervortreten als die andern. Ein andermal besteht sie aus größeren gesonderten Muskelkomplexen. So hat *Stenoteuthis* in den tieferen Schichten der Cutis eine dicke Lage von diagonalen Fasern aufzuweisen, über der ein dünneres aber dichteres Geflecht von hauptsächlich in der Längsrichtung verstreichenden Muskelfasern liegt. Sehr schwach entwickelt ist die Hautmuskulatur von *Sepia officinalis*, wo man nur selten vereinzelte

Muskelbündel in der Haut findet, die zum größten Teil parallel dem Mantelrande verlaufen.

Eine regelmäßigere Anordnung als bei den oben genannten Formen trägt die Hautmuskulatur von *Doratopsis sagitta* zur Schau. Es liegt hier unter dem Epithel zunächst eine dünne, fast einschichtige Lage von ringförmig verlaufenden Fasern; darunter folgt eine solche von Diagonalfasern und schließlich eine letzte von Längsfasern. Ein ähnliches Verhalten zeigt *Bolitaena*, nur fehlen hier die Diagonalfasern. Dafür kommen aber bei dieser Form noch besonders hervortretende stärkere Muskelbündel vor, die ein ziemlich regelmäßiges weitmaschiges Netz bilden. Ein ähnliches aus großen rechteckigen Maschen



Textfig. 30.
Octopus vulgaris: Längschnitt am Mantelrand.

bestehendes Hautmuskelnetz findet sich bei *Tremoctopus atlanticus* und *T. violaceus.*

Außer der mehr oder weniger als diffus zu bezeichnenden Hautmuskulatur findet man im Cutisgewebe auch Muskelfasern, die sich zu bedeutenden Komplexen zusammenscharen und dann eine bestimmte Funktion zu erfüllen scheinen. Derartige Fälle finden sich bei *Octopus vulgaris* (Fig. 30), *Tremoctopus violaceus* und bei *Sepietta minor.* Bei den erstgenannten Formen fallen in der Nähe des Mantelrandes große Muskelbündel (*mh*) von länglich ovalem oder rundem Querschnitt auf, deren weitaus größte Zahl parallel dem Mantelrande verläuft. Ihre lokale kräftige Entwicklung läßt den Schluß auf eine bestimmte physiologische Bedeutung zu. Jedenfalls spielen diese Muskel eine nicht

unbedeutende Rolle bei der Kontraktion des Mantels, sei es bei der durch Rückstoß erfolgenden Fortbewegung oder bei der Atmung, indem sie dahin wirken, daß der Mantelrand bei ihrer Kontraktion fest gegen Trichter und Collaris angepreßt und ein Entweichen des Wassers seitlich vom Trichter verhindert wird. An zwei Exemplaren von *Eledone moschata*, die sich längere Zeit im Aquarium des Zoologischen Institutes in Leipzig hielten, konnte ich sehr gut beobachten, wie der Mantelrand jeder der rhythmischen Kontraktionen des Mantels um eine geringe Zeit vorauseilt, um sich fest an Trichter und Collaris anzuschmiegen.

Was nun das Vorkommen größerer Hautmuskel bei *Sepietta minor* anbelangt, so ist hier ein Zusammenhang mit der Flossenbewegung nicht zu verkennen. Dort, wo die Flosse mit ihrer Basis am Flossenknorpel inseriert, treten an sie zwei Muskel heran, von denen der eine nach der dorsalen (Taf. XV, Fig. 1 *mu.pin.sup.*), der andre nach der ventralen (*mu.pin.inf.*) Seite hin verstreicht. Beide liegen über dem Flossenknorpel nach außen zu und stehen mit diesem selbst in keiner Verbindung. Während nun der ventralwärts gelegene dieser beiden Muskel nicht sehr lang ist, da seine Fasern bald in die Ringmuskulatur des Mantels übergehen an einer Stelle, wo Längsfasern nicht nachweisbar sind, erstreckt sich der obere über den ganzen Rücken hin und geht in den gleichen Muskel der andern Seite über. Wenn er auch in der Mitte des Rückens ziemlich schwach ist, so läßt er sich doch ganz unzweideutig von der einen nach der andern Seite hin verfolgen. Unter dem ventralen Muskel liegt noch ein breiter bandförmiger (x), der in der Längsrichtung verstreicht, sich nach vorn und hinten verschmälert und allmählich zuspitzt. Während er nach hinten ein Stück über das Ende des Flossenknorpels hinausreicht und sich hier direkt auf die äußere Längsmuskulatur des Mantels auflegt, tritt er in der Mitte der vorderen Hälfte des Flossenknorpels an diesen heran und zwar an dessen Außenseite, wo er spitz auslaufend bald endigt, ohne das vordere Ende des Knorpels erreicht zu haben. Ob diesem Muskel, der immerhin eine beträchtliche Größe erlangt, eine bestimmte Aufgabe bei der Flossenbewegung zufällt, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls aber repräsentieren die beiden andern Muskel einen Flossenheber und Senker.

Ein besonderes System der Hautmuskulatur stellen die Chromatophorenmuskel dar. Über ihre physiologische und morphologische Bedeutung hat sich eine weitgehende Diskussion entsponnen, die durch die Untersuchungen von Chun (1902) an *Bolitaena* dahin entschieden

wurde, daß wir es hierbei mit Differenzierungen einer einzigen Bindegewebszelle der Unterhaut zu tun haben, welche durch pseudopodienartige Ausläufer die Chromatophorenmuskel aus sich heraus bildet. Ich gestatte mir auf diese Arbeit zu verweisen und möchte nur hinzufügen, daß Chun bei *Bolitaena* keine distalen Verästelungen der Radiärfasern der ausgebildeten Chromatophoren fand, während ich dieses Verhalten bei *Chiroteuthis, Desmoteuthis, Doratopsis* und *Brachioteuthis* vorfand. Die Chromatophorenmuskel von *Brachioteuthis Riisei* zeichnen sich dadurch aus, daß die einzelnen Fasern sehr stark sind und einen Aufbau aus vielen parallel laufenden Fibrillen sehr gut erkennen lassen. Sie gabeln sich schon in geringer Entfernung vom Chromatophorenkörper dichotom.

Es sei noch erwähnt, daß ich einige merkwürdige Bilder bei der Betrachtung der Chromatophoren von *Chiroteuthis imperator* erhielt. Man findet hier oft um sie herum einen eigentümlichen zackigen Ring, der von dichter oder dünner gelagerten Pigmentkörnchen gebildet wird, und man bekommt den Eindruck, als sei bei der einer starken Expansion der Chromatophore folgenden Kontraktion, einiges Pigment an der Peripherie zurückgeblieben.

8. Die Innervierung des Mantels.

Für die Innervierung des Mantels kommen bekanntlich die beiden Pallialnerven in Betracht, die vom Ganglion viscerale entspringen, die Leberkapsel durchbrechen und in ihrem weiteren Verlauf das Ganglion stellatum bilden. Bei manchen Formen sind beide Stellarganglien durch eine Commissur verbunden, die ich für *Mastigoteuthis Hyorti* nachweisen konnte. Meist liegt dieses Ganglion der Innenseite des Mantels auf und wird von seinem inneren Epithel überzogen. Indessen kann es auch Veränderungen in seiner Lage erleiden. So fand ich bei *Pterygioteuthis Giardi,* daß es dem Retractor capitis lateralis aufliegt, von dem aus es seine Äste nach dem Mantel entsendet. Joubin (1900, Fasc. XVII, Taf. XII, Abb. 6) gibt eine Darstellung des Trichterschließapparates und der benachbarten Partien von *Heteroteuthis dispar* und bildet dabei das linke Stellarganglion so ab, als läge es auch hier auf dem Mu. retractor capit. lat. Meine Befunde stimmen indessen damit nicht überein, insofern eine Querschnittserie zeigt, daß bei *Heteroteuthis* die Mantelganglien das normale Verhalten repräsentieren, d. h. der Innenfläche des Mantels aufliegen und von dessen Epithel überzogen werden.

Bei Formen, die einen Musc. adductor pallii lateralis besitzen,

bildet dieser in der Regel eine Scheide für den Nervus pallialis, und das Stellarganglion liegt dann an der ventralen Seite des Muskels in dem Winkel, den dieser an seiner Ansatzstelle mit dem Mantel bildet. Als Beispiel hierfür sei *Tremoctopus atlanticus* erwähnt.

Vom Ganglion stellatum aus dringen eine Reihe von Nervensträngen in die Mantelmuskulatur ein, wo sie sich reichlich zu feinen Ästchen verzweigen. Hillig (1912) behandelt diese Verhältnisse bei Schilderung des Nervensystems von *Sepia officinalis.*

Sehr viele Versuche habe ich angestellt um mit den verschiedensten Färbungsmitteln an dem konservierten Material die Endverzweigungen der Nerven in der Mantelmuskulatur und in der Haut darzustellen; es ist mir aber, selbst mit der Goldmethode, nie gelungen. Ich konnte infolgedessen auch nicht, wie beabsichtigt, auf das von Chun (1902) bei *Bolitaena* geschilderte Nervennetz eingehen, das ich an mir zum Studium überlassenen Präparaten außerordentlich deutlich erkennen konnte, und das ich auch bei andern Formen zu finden hoffte. Selbst ein in Osmiumsäure konserviertes Exemplar von *Doratopsis sagitta* war nicht hierfür geeignet. Nur bei *Desmoteuthis* konnte ich die weitgehende Verästelung der Mantelnerven am ungefärbten Präparat erkennen. Betrachtet man ein Stück des Mantels dieser Form, welches mit Glyzerin aufgehellt ist, unter dem Mikroskop, so fallen sie als hell leuchtende Stränge auf, die sich deutlich von der Umgebung abheben und sich in ihren stärkeren Zweigen bis zum Stellarganglion zurückverfolgen lassen. Die letzten feinen Verzweigungen treten in die Haut ein und bilden hier in der Cutis ein dichtes unregelmäßiges Netzwerk. Ganglienzellen, wie sie Chun in der Hautnervatur von *Bolitaena* fand, vermochte ich hier nicht nachzuweisen; ich habe auch, wie schon erwähnt, dieses Netz nicht färberisch darstellen können, weshalb ich verhindert bin, näher darauf einzugehen.

Anhang.

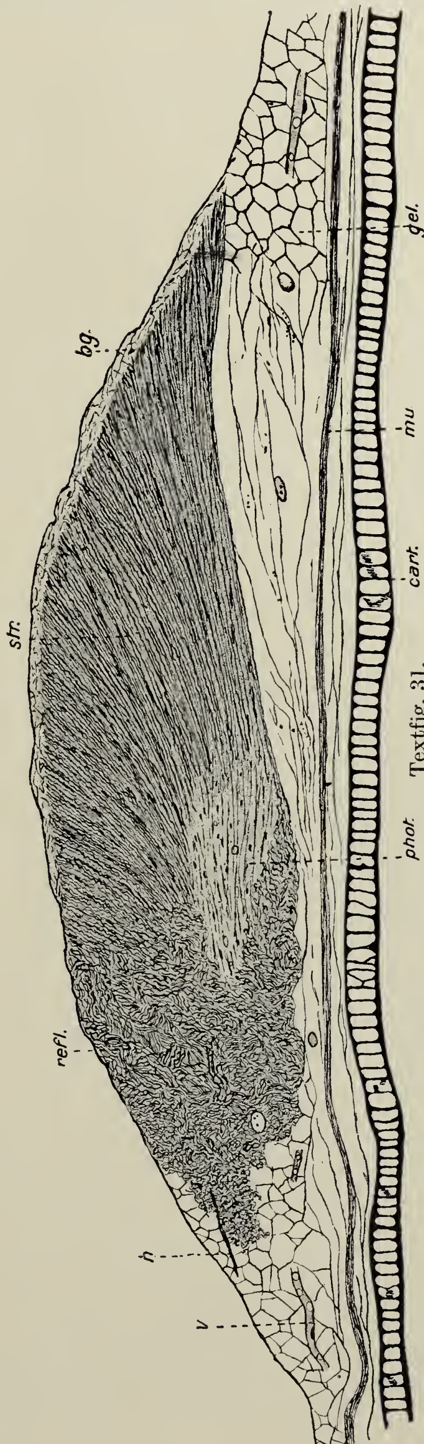
Zwei Leuchtorgane von Mastigoteuthis Hyorti.

Am Augenbulbus von *Mastigoteuthis Hyorti* lassen sich zwei Leuchtorgane nachweisen, welche in seiner Äquatorlinie, das eine ventral, das andre nach vorn zu gelegen sind. Sie fallen schon durch ihre lebhafte orangegelbe Färbung und besonders das vordere durch seinen goldigen Glanz auf. Schon bei Lupenbetrachtung erkennt man an beiden einen feinfaserigen Habitus und sieht feine Nervenästchen und große Blutgefäße herantreten (Taf. XV, Fig. 4). Sie bilden flache

Erhebungen, beim vorderen flacher als beim Ventralorgan, und ihre Dimensionen betragen bei ersterem 4 : 1,5 mm, bei letzterem 5 : 3 mm.

Die Annahme, daß der histologische Bau dieser Leuchtorgane demjenigen des ventralen Augenorganes von *M. glaucopsis* ähnlich sei, hat sich nicht bestätigt, sondern sie zeigen vielmehr merkwürdige Ähnlichkeiten mit den Augenorganen von *Abraliopsis Morisii.*

Legt man nun einen Längsschnitt zunächst durch das Ventralorgan (Fig. 31), so ergibt es sich, daß es einen centralen Leuchtkörper (*phot*) besitzt, der aus langgezogenen schlauchförmigen Zellen besteht, deren Grenzen sich nur in der Peripherie deutlich nachweisen lassen, während sie im Centrum nur schwer zu erkennen sind. Sie enthalten ein fein granuliertes Protoplasma mit großem Kern und verstreichen alle nahezu parallel der Längsachse des Organes, wobei sie sich nach vorn zu teilweise zwischen die Faserzellen der Linse einschieben. Im Centrum sind sie mehr verrundet und auch vieleckig gestaltet. Sie werden von einer großen Anzahl feiner Blutcapillaren (*v*) (Taf. XV, Fig. 5) umsponnen, welche größtenteils von hinten her an das Organ herantreten.



Textfig. 31.
Mastigoteuthis Hyorti: Ventrales Augenorgan. Vergr. 30.

Der Leuchtkörper des vorderen Organs (Taf. XV, Fig. 6) läßt den gleichen Bau erkennen, nur ist er im Verhältnis zum ganzen Leuchtorgan größer als beim Ventralorgan, und seine Zellen sind nur in den äußersten Partien schlauchförmig gestaltet, während sie im Centrum kürzer und breiter sind.

Eine Pigmenthülle fehlt beiden Organen, indessen wird sie durch das blauschwarze Retinapigment hinreichend ersetzt.

Der goldige Glanz, der besonders an dem vorderen Organ auffällt, läßt auf die Anwesenheit eines Reflectors schließen. So zeigen denn auch die Schnitte, daß es sich hier um ein Gewebe handelt, das aus dünnen, stark gefältelten Lamellen besteht (*refl*), und welches beim Ventralorgan den hinteren, beim vorderen Organ (nach der Orientierung des ganzen Tieres!) den unteren Teil erfüllt und an den Leuchtkörper angrenzt. Die einzelnen Lamellen sind gut zu erkennen und bilden nach allen Richtungen hin verlaufend ein dichtes Gewirr. Zwischen ihnen erkennt man Kerne in ziemlicher Anzahl (s. Taf. XV, Fig. 7). Außerdem verstreichen im Reflector feine Kanälchen, die sich auf Schnitten zuweilen als helle Linien darstellen, und die gegen den Leuchtkörper konvergieren. Ich konnte darin ziemlich kräftige Nervenfasern (Taf. XV, Fig. 7 *n*) nachweisen, welche den Leuchtkörperzellen zustreben.

Den größten Anteil am Aufbau der Leuchtorgane nehmen aber Zellen, welche als Linsenzellen aufzufassen sind. Es handelt sich um lange dünne Zellen (*str*), welche faserförmig vom Leuchtkörper ausstrahlen. Ihre Kerne sind sehr lang und lassen sich sehr gut erkennen. Während sie sich in der unteren, d. h. dem Bulbus aufliegenden Region, als glatte seidenglänzende Fasern erweisen, sind sie in dem Teil, der dem Reflector benachbart ist, stark gefältelt, so daß man eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht ziehen kann. Auch der Übergang von den glatten zu den gewellten Linsenfasern vollzieht sich allmählich.

Die Außenseite des Teiles, welche die Linse repräsentiert, wird von einer dünnen Schicht feinfaserigen Bindegewebes (Fig. 31 *bg*) überdeckt, welches der Cutis entstammt. Über dem Reflector fehlt es.

Die Organe werden umrandet von einem gallertigen Gewebe (*gel*), welches eine außerordentlich, besonders gut in der Flächenansicht hervortretende, regelmäßige Wabenstruktur erkennen läßt, die sich aber mit der Entfernung von ihnen bald verliert. In diesem Gewebe verlaufen reichlich Blutgefäße (*v*) und wenige Muskelfasern, und wie schon erwähnt, lassen sich Nervenästchen (*n*) am ungefärbten Prä-

parat bereits deutlich erkennen. Unter den Leuchtorganen findet sich eine feine Muskellamelle (*mu.*), die ihrerseits dem Knorpel des Augenbulbus (*cart*) aufliegt.

II. Abschnitt. Vergleichend anatomische Untersuchungen.

I. Teil: Die Körpermuskulatur.

Bei der Untersuchung der Körpermuskulatur der mir zur Verfügung stehenden Cephalopoden bin ich von dem Gesichtspunkt ausgegangen, die einzelnen Muskel an der Hand der Darstellungen, wie wir sie von Chun (1910), Appellöf (1898), Brock (1882, 1880) und andern besitzen, zu präparieren und eventuell zu schneiden, um dann etwaige bisher nicht berücksichtigte Tatsachen hier in den Vordergrund zu stellen.

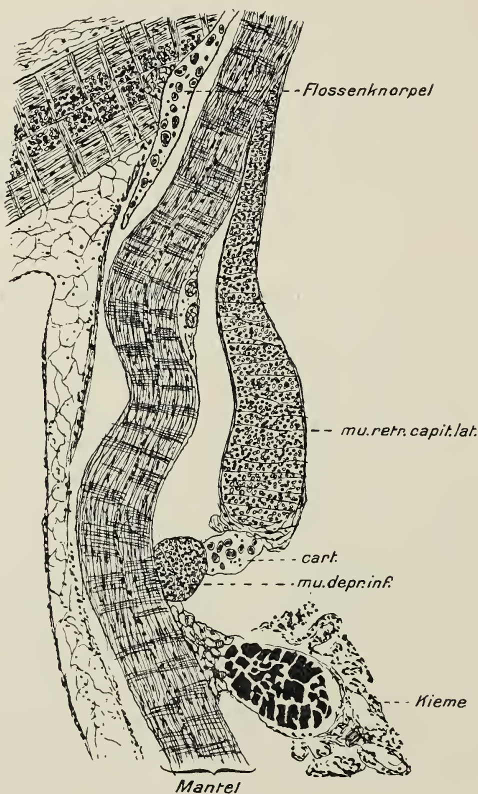
1. Musculus depressor infundibuli und Musc. retrator capitis lateralis.

Es empfiehlt sich, diese beiden Muskel zusammen zu behandeln, da sie an ihrem hinteren Ende in enge Beziehung zueinander treten.

Öffnet man die Mantelhöhle irgendeines dibranchiaten Cephalopoden, so fallen sofort die Trichterdepressoren in die Augen. Während sie an ihrem hinteren Ende manche Verschiedenheiten in bezug auf die Art ihres Ursprungs erkennen lassen, geschieht die Verwachsung mit dem Trichter im allgemeinen stets auf die gleiche Weise. Jeder der Depressoren strahlt bekanntlich in größerer oder geringerer Breite in die dorsale Trichterwand aus, während er an seiner ventralen Kante in besondere Beziehung zum Trichterknorpel tritt. Wo nämlich dieser am dicksten ist und auf einem kleinen Bezirk die Trichtermuskulatur vollständig verdrängt, so daß er, die Trichterwand durchbrechend, an dessen Innenseite hervortritt, verwächst mit ihm die ventrale Kante des Depressor infundibuli, welcher somit an dem Knorpel einen festen Stützpunkt findet. Aber auch am andern Ende dieses Muskels findet sich ein Knorpel, den ich zuerst bei *Heteroteuthis dispar* auffand und dann auch bei andern Formen nachweisen konnte und zu dem in gleicher Weise der Musc. retractor capitis lateralis in Beziehung tritt.

Legt man nämlich bei *Heteroteuthis dispar* Schnitte durch die hintere Körperregion, so findet man jederseits zwei griffelförmig gestaltete Knorpel, die in ihrem mittleren Teile etwas verdickt und hakenförmig am vorderen Ende nach innen gebogen sind. Ihre hintere Hälfte ist mit dem Mantel verwachsen, während die vordere aus ihm heraustritt. Man trifft jeden dieser Knorpel, die eine Anzahl lebhaft

in Teilung begriffener großer Knorpelzellen enthalten, von vorn nach hinten fortschreitend zunächst ungefähr in der Höhe des hinteren Randes des Stellarganglions, seitlich von der ventralen Kante des Retractor capit. lat. und der dorsalen Seite des Depressor inf., wodurch er eine Verbindung zwischen den beiden genannten Muskeln herstellt. Zwischen ihnen zieht er seinerseits nach hinten und greift dabei mehr und mehr um die Kante des Retractor capit. lat. nach dessen Innenfläche herum. Dort, wo der Depressor inf. sein Ende findet, indem seine Fasern mit dem Mantel verschmelzen, liegt der Retractor cap. lat. der Innenseite desselben dicht an, so daß nun auch der Knorpel in den Mantel eintritt, und je mehr dieser Muskel an Stärke abnimmt, um so inniger mit ihm verwächst. Dort, wo der Muskel endigt, durchbricht der Knorpel die Mantelmuskulatur, um hier ebenfalls sein Ende zu finden. In Fig. 32 ist ein Schnitt durch den Knorpel und die beiden Muskel dargestellt, der diese Verhältnisse veranschaulichen soll.

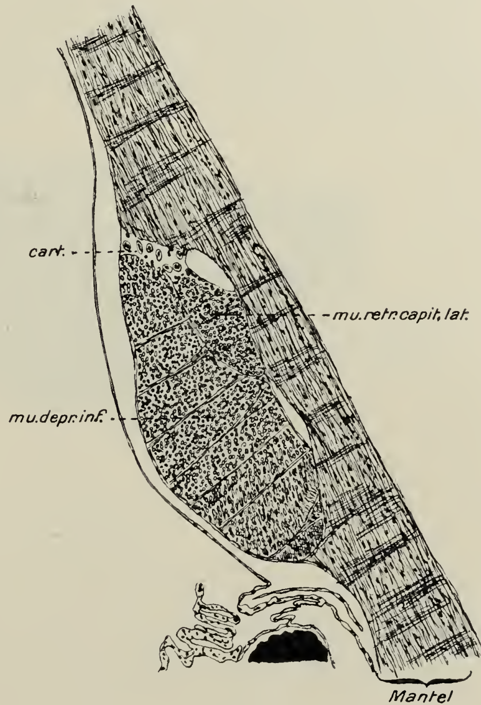


Textfig. 32.

Heteroteuthis dispar (Erklärung im Text).

Ein dem soeben geschilderten Knorpel homologes Gebilde läßt sich bei *Sepietta minor* nachweisen (Textfig. 33), wo er allerdings bedeutend kleiner ist als bei *Heteroteuthis*, aber auch nicht aus dem Mantel heraustritt. Um seine Lage zu charakterisieren muß zunächst auf den Verlauf der beiden Muskel an ihrem hinteren Ende etwas eingegangen werden. Bei *Sepietta* verstreicht im umgekehrten Verhältnis zu *Heteroteuthis* der Depressor infundibuli weiter nach hinten als der Retractor capit. lat., welch letzterer um die dor-

sale Seite des Depressor herumgreift und so mit seinem spitz ausgezogenen Ende zwischen diesen und die Innenseite des Mantels zu liegen kommt, aus dem er seine Fasern empfängt. So ergibt es sich, daß man auf Schnitten von außen nach innen folgende nebeneinanderliegende Partien unterscheiden kann: Mantel, Retractor capit. lat., Depressor inf. Der Retractor ist nun in der Nähe seiner Ursprungsstelle mit der nach außengerichteten Fläche mit dem Mantel verwachsen, ist aber deutlich von ihm auf Schnitten zu unterscheiden, während die Innenfläche sich dicht an den Depressor anlegt, welcher seinerseits mit einem Teil seiner Außenfläche und der ventralen Kante mit dem Mantel verwächst. Die beiden dorsalen Kanten beider Muskel laufen parallel und sind gegen einen kleinen Vorsprung der Mantelinnenseite gerichtet. Der Zwischenraum zwischen diesem und den Kanten beider Muskel wird nun durch einen Knorpel ausgefüllt, der auf Schnitten mit Hämalaunfärbung sehr gut zu erkennen ist, während man ihn bei der Präparation von dem umliegenden Gewebe nicht unterscheiden kann. Er erstreckt sich über das Ende des Retractor capit. lat. hinaus und begleitet den Depressor inf., an dem er seine größte Stärke erreicht. Wo auch dieser sein Ende findet, ist er noch als dünne Platte an der Innenseite der Mantels nachweisbar.

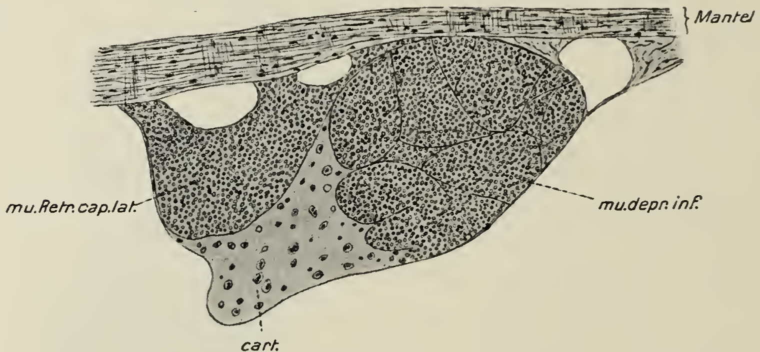


Textfig. 33.
Sepietta minor (Erklärung im Text).

Recht ansehnlich entwickelt ist der Knorpel bei *Rossia macrosoma* (Textfig. 34). Wie bei *Sepietta* liegt er auch hier mit seinem hinteren Ende als dünne Platte der Innenseite des Mantels auf, tritt aber nach vorn aus diesem heraus und bildet eine trichterförmige

Scheide um die terminale Spitze des Depressor infundibuli, mit dem er im Innern innig verwachsen ist. Je weiterer sich nach vorn erstreckt, um so dicker wird er an der nach innen gewendeten Seite des Depressor, wobei er sich schließlich vollständig vom Mantel emanzipiert. Hier tritt er aber auch an das Ende des Retractor capit. lat. heran und stellt so die Verbindung zwischen beiden Muskeln her. Weiter nach vorn umgreift er die ventralwärts gerichtete Fläche des Retractor als dünner Beleg und verschwindet bald.

Während ich diesen Knorpel noch bei *Tremoctopus violaceus*, wo er eine ganz beträchtliche Größe erlangt und schon bei der Präparation ins Auge fällt, und bei *Abraliopsis Morisii* nachweisen konnte, fehlt



Textfig. 34.

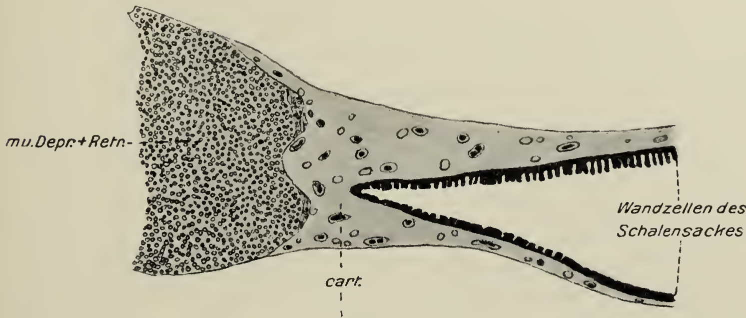
Rossia macrosoma (Erklärung im Text.)

er bei *Tremoctopus atlanticus, Loligo marmorae, Sepia officinalis, S. elegans, Pterygioteuthis Giardi.*

Was nun die Frage seiner Entstehung anbelangt, so kann uns *Abraliopsis Morisii* hierüber Aufschluß geben. Die beiden Muskel entspringen bei dieser Form mit gemeinsamem Stamme von den seitlichen Partien der Wand des Schalensackes, ein Verhalten, welches als normales z. B. für *Sepia officinalis, Pterygioteuthis Giardi* u. a. gilt. Bei *Abraliopsis* hat sich nun aber an den seitlichen Kanten des Schalensackes nach außen hin Knorpelgewebe entwickelt, welches auf dessen dorsale und ventrale Fläche übergreift (Fig. 35) und sich zwischen das Ende der beiden vereinigten Muskel und den Schalensack einschiebt. Dieser Knorpel hat sich nun jedenfalls bei den andern Formen vom Schalensack emanzipiert und ist an der Innenfläche des Mantel mehr nach dessen Seitenteilen hin gewandert, wobei ihm die beiden

Muskel gefolgt sind. Diese Wanderung kann nicht befremdlich erscheinen, wenn man bedenkt, daß APPELLÖF (1898) für *Idiosepius* nachgewiesen hat, daß der Trichterdepressor mit seinem Ursprungskopf »fast vollständig auf den Eingeweidesack, d. h. auf die muskulöse Leberkapsel gerückt ist, während er sonst bei den andern Formen hauptsächlich vom Mantel entspringt«.

Eine Verknorpelung am Schalensack von *Chiroteuthis imperator* schildert CHUN (1910). Allerdings dient dieser Knorpel hier als Flossenknorpel und er tritt auch auf der dorsalen Fläche des Schalensackes auf, indessen ist es möglich, daß die sehr feinen zugespitzten Lamellen, in die die Depressoren des Trichters nach ihrer Vereinigung



Textfig. 35.
Albraliopsis Morisii (Erklärung im Text).

mit den seitlichen Retractoren des Kopfes auslaufen, auch an dem Knorpel inserieren und dann könnte man ihn dem von *Abraliopsis* homolog erachten. Leider gestattete mir der ungünstige Erhaltungszustand des mir zur Verfügung stehenden Exemplars keinen ganz sicheren Aufschluß.

Es scheint, daß sich ein ähnliches Gebilde auch bei *Nautilus* findet, denn WILLEY (1902) erwähnt bei ihm eine hornige Membran, die mit einem Hornring zusammenhängt und durch deren Vermittlung sich die Retractoren an die Schale ansetzen.

Sowohl der Depressor infundibuli als auch der Retractor capit. lat. können bei den einzelnen Formen inbezug auf Stärke der Ausbildung und auf ihren Verlauf ziemlich variieren. Im allgemeinen sind sie bei Myopsiden und Octopoden kräftig entwickelt und fallen bei Eröffnung der Mantelhöhle sofort auf. Bei *Tremoctopus* sind die Depressoren des Trichters so mächtig entwickelt, daß die seitlichen

Retractoren des Kopfes nur wie eine Abzweigung der ersteren erscheinen. Bei den Oegopsiden sind sie gewöhnlich nicht so groß und lamellenartig verdünnt, was mit der zarten Körperbeschaffenheit der meisten dieser Formen zusammenhängt. Am kräftigsten entwickelt fand ich sie bei *Todaropsis*, wo sie beide innig am hinteren Ende verwachsen, so daß man sie auch mikroskopisch nicht mehr voneinander unterscheiden kann. Auch bei *Abraliopsis* und *Brachioteuthis* erweisen sie sich als sehr ansehnlich, wobei aber für letztere Form eine bandförmige Verbreiterung der Depressoren charakteristisch ist, die Chun (1910) eingehend schildert und auf deren Beziehung zu den Cranchiiden und Chiroteuthiden hinweist, wobei er sich gleichzeitig über die auffallende Ummodelung des gesamten Trichterapparates bei den ersteren verbreitet. Da ich für *Desmoteuthis* nichts Neues hinzufügen kann, so begnüge ich mich damit, auf jene Ausführungen zu verweisen. Erwähnen will ich nur noch, daß im Gegensatz zu *Chiroteuthis* und *Doratopsis*, wo Depressor und Retractor sehr dünn und bandförmig gestaltet sind, diese Muskel bei *Mastigoteuthis Hyorti* recht kräftig entwickelt sind.

Über den Ursprung des Depressor infundibuli und des Retractor capitis lateralis gibt Brock (1882) an, daß sie bei *Sepiola* und *Rossia* nebeneinander und nicht mit gemeinschaftlichem Ursprungskopf entspringen. Ehe ich hierauf eingehe, sei es gestattet eine diesbezügliche Schilderung Appellöfs (1898) anzuführen. Er schreibt (S. 580): »diese letztgenannten Muskeln (Depr. inf. und Retr. capit. lat.), welche bei *Loligo* und *Sepia* eine durchaus zusammenhängende Insertionsfläche besitzen, trennen sich nämlich bei *Sepiola* und *Rossia* sehr bald voneinander, und der Depressor infundibuli ist unabhängig von der Leberkapsel, d. h. dem Retractor capit. lat. eine Strecke weit mit dem Mantel verwachsen.« Und in seiner Anmerkung heißt es: »leider stimmen meine Befunde über den Ursprung dieser Muskeln und die Verwachsung zwischen Leberkapsel und Mantel nicht mit den Angaben von Brock überein. Brock gibt nämlich an, daß bei *Rossia* (*macrosoma*) wie bei *Sepiola* Retractor cap. lat. und Depr. inf. nebeneinander und nicht mit gemeinschaftlichem Ursprungskopf entspringen; dabei soll aber der erstgenannte Muskel nicht wie bei *Sepiola* an seiner Rückenseite mit dem Mantel verwachsen sein. Ich habe zwar nicht *Rossia macrosoma*, dagegen zwei andre Arten untersucht und kann zwischen diesen und den *Sepiola*-Arten keine Unterschiede in dieser Beziehung finden.«

Es handelt sich also zunächst darum, ob bei *Rossia macrosoma* die beiden Muskel an ihrem Mantelursprung vollständig getrennt sind

(Brock) oder ob sie, trotzdem sie sich sehr bald voneinander trennen, einen gemeinsamen Ursprungskopf besitzen (Appellöf). Nach den Schnitten, die ich von *Rossia macrosoma* anfertigte und von denen einer in Fig. 41 abgebildet ist, muß ich die Angabe Brocks bestätigen. Ein gemeinsamer, zusammenhängender Ursprungskopf wird lediglich dadurch vorgetäuscht, daß der Knorpel die beiden Muskel fest zusammenhält, so daß man bei der Präparation den Eindruck einer zusammenhängenden Insertionsfläche bekommt. Was nun aber *Sepiola* anbelangt, so stand mir allerdings nur die nahe verwandte Form *Sepietta minor* zur Verfügung; indessen glaube ich nicht, daß bei *Sepiola* die Verhältnisse anders liegen als bei dieser Form (s. Fig. 33), d. h. daß auch hier beide Muskeln getrennt entspringen und lediglich durch den Knorpel verbunden werden.

In bezug auf die Verwachsung des Retractor cap. lat. mit dem Mantel, fand ich, daß er, wie Appellöf angibt bei *Rossia macrosoma* an seiner Rückenseite mit dem Mantel verwachsen ist, was Brock verneint, und auch für *Sepietta minor* fand ich das gleiche Verhalten vor.

Bei den untersuchten Formen habe ich feststellen können, daß ein getrennter Ursprung der beiden Muskel für *Stenoteuthis Bartramii, Brachioteuthis Riisei, Rossia macrosoma, Sepietta minor* und *Heteroteuthis dispar* charakteristisch ist, während sie bei *Abraliopsis Morisii, Pterygioteuthis Giardi, Todaropsis Veranyi, Mastigoteuthis Hyorti, Chiroteuthis imperator, Sepia officinalis, Loligo marmorae, Tremoctopus violaceus, T. atlanticus, Argonauta argo* und *Octopus vulgaris* innig miteinander verschmelzen, so daß man sie auch auf Schnitten nicht auseinander halten kann.

Im Anschluß hieran will ich nur noch erwähnen, daß ich dem Vorkommen des Knorpels bei *Tremoctopus violaceus* noch eine besondere Bedeutung beimesse. Stimmt man nämlich der Annahme zu, daß die Herkunft dieses Knorpels, wie ich dargelegt habe, vom Schalensack abzuleiten ist, dann bildet er einen Beweis dafür, daß *Tremoctopus* obgleich er keinen Schalensack aufweist, doch von Formen abstammt, die ihn einst besessen haben; denn sonst könnte man hier die Anwesenheit des Knorpels nicht verstehen. Und damit wäre eine neue Stütze für die Ansicht gewonnen, daß die Octopoden von schalentragenden Formen abstammen.

2. Musc. adductor pallii medianus.

Dieser Muskel entspringt bei seiner typischen Ausbildung von der ventralen Mittellinie der Innenseite des Mantels und zieht von da aus

gegen das Rectum, welches er in zwei Schenkel geteilt umfaßt, um dann an der ventralen Fläche des Kopfes an der Basis des vierten Armpaares zu inserieren. Bei Octopoden und Myopsiden steht er in innigem Zusammenhang mit dem vertical zwischen Mantel und Eingeweidesack ausgespannten häutigen Septum. Zuweilen, wie bei *Heteroteuthis dispar* und *Tremoctopus violaceus* ist nur die nach vorn und unten gerichtete Partie dieses Septums muskulös geworden, während sich bei andern Formen, wie *Sepietta minor* und *Rossia macrosoma* eine vollkommene Ummodelung des häutigen Septums in einen kräftigen muskulösen Strang nachweisen läßt. Ein Unterschied des Verhaltens von *Sepietta* und *Rossia* läßt sich aber insofern konstatieren, als bei letzterer der Muskel seine Fasern direkt von den Radiärfasern des Mantels bezieht, ein Verhalten, welches auch für *Tremoctopus atlanticus* und *T. violaceus* charakteristisch ist (s. Fig. 5), während er bei *Sepietta* nur in einer äußerst schmalen Zone mit dem Mantel in dessen ventraler Mittellinie verwächst.

Bei den Oegopsiden ist dieser Muskel meist gering entwickelt, und da er bei ihnen »nicht in das Septum einstrahlt und für die Retraktion des Mantels kaum in Betracht kommt«, schlägt Chun (1910) dafür die Bezeichnung Musc. rectus abdominis vor. So findet man bei *Todaropsis Veranyi* auf der ventralen Fläche des Eingeweidesackes jederseits von der Mittellinie zwei Muskel, welche diese Bezeichnung wohl verdienen, obgleich sie nicht sehr kräftig entwickelt sind. Der der Mediane am nächsten liegende spaltet sich nach vorn in zwei Teile, und neben dem äußeren Schenkel verläuft noch ein sehr kurzer Strang nach der Basis der Kieme hin. Bei *Pterygioteuthis* bildet dieser Muskel ein dünnes zusammenhängendes Band.

Während unter den Myopsiden der Adductor pallii medianus nur für die Sepioladen eigentümlich ist, den übrigen aber fehlt, zeigt er seine stärkste Entwicklung bei den Octopoden, wo er zuweilen noch eine besondere Modifikation erfährt. So findet man z. B. bei *Tremoctopus violaceus*, dort wo der Muskel auf den Eingeweidesack auftrifft und sich in die beiden, das Rectum umfassenden Schenkel spaltet, mehrere Muskelstränge, welche von ihm entspringend auf dem Eingeweidesack jederseits vom Septum nach hinten verlaufen. Auf jeder Seite kann man sechs einzelne Muskelbündel unterscheiden, welche zunächst noch auf der Außenfläche des Adductor pall. med. selbst verlaufen, die Fasern des letzteren kreuzend auf den Eingeweidesack übertreten. Diese Stränge, von denen die beiden inneren die stärksten sind, kommen mit dem Mantel selbst in keine Verbindung. Ein ähnliches Verhalten

wird bei *Argonauta argo* gefunden. Man muß diese Nebenfasern vielleicht einem Muskel homolog erachten, den APPELLÖF (1898) als accessorischen Adductor pall. med. folgendermaßen beschreibt: »Da, wo bei den Octopoden (*O. vulg.* und *Eledone cirrosa*) Mu. add. pall. med. mit seinem Vorderrand von der Bauchseite des Mantels entspringt, entspringt auch ein andrer, dünner Muskel, der sich gleich teilt und auf beiden Seiten des Add. pall. med. verläuft, die Fasern des letzteren kreuzend. Dieser Muskel ist wie der Add. pall. med. überhaupt, bei den höheren Octopoden mit der Leberkapsel verwachsen. Bei den Octopoden ist aber das Muskelstratum bedeutend dünner und schwächer als bei *Sepiadarium* und hängt bei den Octopoden so fest mit dem Add. pall. med. zusammen, daß es nur den Eindruck eines äußeren Teiles dieses Muskels macht und wohl auch in der Tat so ist, während die entsprechende Bildung bei *Sepiadarium* sehr lose mit dem Add. med. vereinigt ist und vollständig den Eindruck eines besonderen Muskels macht.« Die Nebenfasern bei *Tremoctopus* unterscheiden sich also nur darin von den eben geschilderten, daß sie, wie schon erwähnt, ihren Ursprung nicht direkt vom Mantel nehmen.

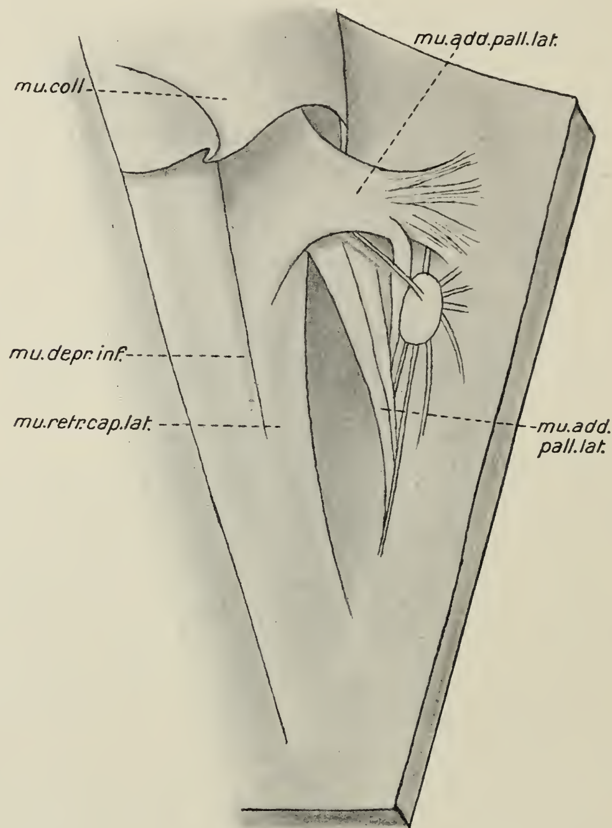
3. Musc. adductor pallii lateralis.

Dieser Muskel findet sich lediglich bei den Octopoden und Sepioladen, und bildet eine Verbindung zwischen der Leberkapsel und dem Mantel in der Weise, daß ein ziemlich starkes Muskelbündel sich von den Seitenteilen der ersteren losmacht und gegen das Ganglion stellatum ausstrahlt. Einen Vorläufer dieses Muskels sieht BROCK (1880) bei *Onychoteuthis* in zwei symmetrisch gelagerten dünnen Muskeln, welche ein Kopfnackenverbindung herstellen. Sie entspringen etwas über der Durchtrittsstelle des Nervus pallialis vom Retractor cap. lat. und ziehen gerade nach außen zum Mantel.

Die Fasern des Adductor pall. lat. erleiden, wie BROCK (1880) zuerst — unter Hinweis auf eine diesbezügliche Zeichnung CUVIERS in den Mémoires, Pl. I, Fig. 2 *f* — als typisch für Octopoden und *Sepiola* erwähnt, eine charakteristische Kreuzung, indem nämlich »die ventralen fast wagerecht nach außen ziehen und oberhalb des Ganglion stellatum sich dem Mantel inserieren, während die dorsalen unter dem Nervus pallialis durchtreten und erst am unteren Ende des Ganglion stellatum den Mantel erreichen«. Recht gut läßt sich diese Kreuzung bei *Tremoctopus violaceus* erkennen, von dem ich eine Zeichnung in Fig. 36 gebe.

Bei *Eledone moschata* und *Rossia macrosoma* kommt aber hierzu

noch ein fast selbständig entwickelter Muskelstrang, den ich nirgends erwähnt finde. Er entspringt getrennt von der Ansatzstelle des Ad. pall. lat. an der Leberkapsel weiter nach hinten und zieht schräg nach vorn über seinen Nachbarmuskel hinweg, um vor den wagrechten Pallialisfasern und von diesen durch einen Zwischenraum getrennt,



Textfig. 36.

Tremoctopus violaceus: Mu.add.pall.lat.

an der Innenseite des Mantels zu inserieren, nicht ohne sich vorher in einige kleine Ästchen zu spalten. Dieser Strang fehlt bei *Tremoctopus violaceus, T. atlanticus, Argonauta, Octopus, Heteroteuthis* und *Sepietta*.

Der Adductor pall. lat. dient bekanntlich als scheidenförmige Hülle für den N. pallialis. Bei *Sepietta minor* ist diese noch nicht so

vollkommen geschlossen wie z. B. bei *Tremoctopus atlanticus*, aber auch bei *T. violaceus* liegt der Nerv noch eine ziemliche Strecke weit vollständig frei.

4. Musc. retractor capitis medianus.

Dieser Muskel ist nach Brock (1880) »der einzige Muskel, der seinem Verlaufe nach wirklich einen Schalenmuskel repräsentiert und die Oegopsiden sind »die einzigen Dibranchiaten, welche diesen Muskel wenigstens zum Teil selbständig entwickelt besitzen«. Sein ursprünglichstes Verhalten schildert er bei *Enoploteuthis*, wo er »von der Schalenkapsel zu beiden Seiten der Mittellinie höher als der Depressor infundibuli« entspringt. Er »deckt die Schalenkapsel aufwärts (nach vorn!) ziehend mit seinem Gegenüber, mit dem er sich in der Mittellinie berührt, vollkommen zu und inseriert am oberen Rande der ventralen Fläche des Nackenknorpels Von dem Retractor capit lat. wird dieser Muskel jederseits durch einen tiefen Spalt getrennt, welchen der N. pallialis zum Austritt aus der Leberkapsel benutzt« Am meisten ähneln diesem Verhalten *Abraliopsis Morisii* und *Todaropsis Veranyi*. Auch bei *Mastigoteuthis Hyorti* lassen sich beide Muskel als ziemlich kräftige Bündel erkennen, die sich in der Mitte berühren aber nicht miteinander verwachsen und an der hinteren Hälfte der ventralen Fläche des Nackenknorpels inserieren. Es läßt sich aber, obgleich auch hier ein Spalt für den Durchtritt des Nervus pallialis frei bleibt, an ihrem hinteren Ende ein kleiner Verwachsungsbezirk mit dem Retractor capit. lat. nachweisen. Obwohl wegen der durchsichtig häutigen Beschaffenheit von der Umgebung schwer zu unterscheiden, lassen sie sich doch auch bei *Chiroteuthis imperator* als dünne Bänder zwischen den seitlichen Retractoren des Kopfes erkennen. Bei *Perygoteuthis Giardi* sind sie schwach und bilden zwei kurze aber vollständig getrennte Bänder.

Die beiden Muskeln können nun aber unter sich und mit den seitlichen Kopfretractoren verwachsen. So fand Brock, daß sie bei *Onychoteuthis* »vom Ursprung bis etwa zur Mitte ihres Verlaufes zu einem einzigen Muskel verschmolzen sind«, sie »fangen in dieser unteren Hälfte schon an, sich mit dem Retractor lateralis durch Querfasern zu verbinden«. Am weitesten geht diese Verwachsung bei *Sepia*, wo die seitlichen und mittleren Kopfretractoren, wie bekannt, zu einem einzigen Retractor lateralis verschmolzen sind. Ebenso ist bei *Sepietta minor* der Retractor capitis med. nicht mehr zu finden, d. h. er ist gleichfalls vollkommen in den Retractor capit. lat. aufgegangen und

der Nervus pallialis durchbricht die geschlossene Leberkapsel durch ein Loch, nicht durch einen Spalt. Auch bei *Rossia macrosoma* erkennt man keine Grenze zwischen beiden Muskeln mehr, indessen findet man, daß vom hinteren Ende des Teiles der vereinigten Muskeln, der dem Retractor cap. med. entspricht, spitz auslaufende Fasern auf der Schalenkapsel entlang ziehen. Bei *Loligo* sind die beiden Muskel zwar von den benachbarten seitlichen Retractoren frei, aber unter sich vollständig verschmolzen (Appellöf, 1898). Hier beteiligen sie sich auch an einer Verwachsung zwischen Leberkapsel und Mantel, die Appellöf auch bei andern Formen ausführlich schildert. So findet sich bei *Sepiola Roudeletii* auf der dorsalen Seite der Leberkapsel ein bogenförmiger Verwachsungsbezirk zwischen dieser und dem Mantel, der auch bei *Sepietta minor* zu bemerken ist. »Die mittlere Partie der Verwachsungslinie entspricht dem Mantelursprung der M. retractores cap. medd., während die hinteren und seitlichen Teile von den Insertionen der Depressores infundibuli und Retr. cap. latt., hauptsächlich der letzteren gebildet werden.«

5. Musc. collaris.

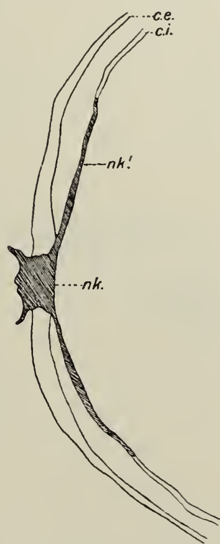
Das normale Verhalten des Collaris zeigt sich bekanntlich darin, daß er als eine nach hinten offene Falte vom Nackenknorpel beiderseits nach den Seitenwandungen des Trichters verläuft, welche aus zwei Blätter gebildet wird, deren äußeres mit seinem Rande in die Atemhöhle hereinragt und dessen dorsale Fläche bei Octopoden mit dem Mantel verwächst, während das innere in die muskulöse Leberkapsel ohne deutliche Grenze übergeht.

Nach Appellöf (1898) inserieren »bei allen Myopsiden mit Ausnahme von *Sepiola* und einigen nahestehenden Gattungen, wo der vordere Rand des Mantels eine häutige Verbindung mit dem Kopf eingeht, und bei den meisten Oegopsiden (wo ein funktionierender Nackenknorpel vorhanden ist) beide Blätter miteinander an den Seitenrändern des Nackenknorpels.« Für die untersuchten Myopsiden und für *Abraliopsis* und *Brachioteuthis* fand ich diese Angaben bestätigt, indessen zeigten sich bei einigen Oegopsiden auffallende Abweichungen.

Bei *Pterygioteuthis Giardi* z. B. vereinigen sich die beiden Collarisblätter nicht, sondern das äußere inseriert an den Seitenrändern des äußerlich erkennbaren Schildes des Nackenknorpels *nk'*, während das innere an zwei seitlichen Flügeln desselben ansetzt. Man sieht letztere als dünne lamellenartige Knorpelblättchen, wenn man das

äußere Collarisblatt vom Knorpel freipräpariert und zurückschlägt. Noch deutlicher treten sie auf Schnitten hervor, wo man auch erkennt, daß sie sich ziemlich weit nach den Seiten hin erstrecken (Textfig. 37). Eine ebensolche Ausbildung des Nackenknorpels und Verbindung mit dem Collaris zeige *Todaropsis Veranyi* und *Mastigoteuthis Hyorti.*

Bei *Pterygioteuthis* zieht übrigens wegen der geringen Längsausdehnung des Nackenknorpels, die der Breite des Collaris nicht gleich kommt, ein Teil des äußeren Blattes dieses Muskels ohne Unterbrechung an seiner distalen Spitze vorüber. Für *Chiroteuthis imperator* ist es charakteristisch, daß die Seitenränder des Nackenknorpels nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Collaris verwachsen, da dieser an seinem vorderen Ende abgerundet ist, so daß dort jederseits vom Knorpel zwischen diesem, dem Collaris und dem Halsmuskelschlauch eine annähernd dreiseitige Lücke entsteht. Das innere Collarisblatt ist hier übrigens zu einer äußerst dünnen Lamelle geworden und geht unmerklich in den Retractor capit. lat. über.

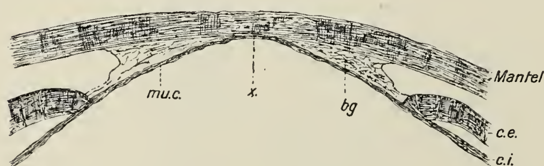


Textfig. 37.
Pterygioteuthis Giardi: Querschnitt des Nackenknorpels.

Bei den Octopoden verwächst bekanntlich der dorsale Teil des äußeren Collarisblattes mit der Innenseite des Mantels, und zwar so innig, daß es mir z. B. bei Schnitten durch *Tremoctopus atlanticus* nicht möglich war, den Muskel als selbständige Schicht auf der Mantelinnenfläche zu verfolgen. Die Verbindung des Kopfes mit dem Mantel durch besondere Muskelstränge habe ich schon bei der Schilderung der äußeren Längsmuskulatur des Mantels behandelt. Ich möchte nur noch hinzufügen, daß bei *Argonauta* nach Brock sich eine Gruppe von fünf Muskeln entwickelt hat, um die mangelnde Verbindung zwischen Kopf und Leberkapsel zu ersetzen, daß ich aber außer diesen einen Muskel bemerkte, der von der hinteren dorsalen Fläche des Augenbulbus nach dem Mantelrand zieht und zwar seitlich von dem Muskel, der nach Brock in dem Zwischenraum zwischen dem dorsalen und benachbarten Armpaar entspringt. Er inseriert dort, wo das äußere Collarisblatt mit dem Mantel verschmilzt.

Zwischen Formen mit knorpeligem Nackenschließapparat und

solchen mit fester Kopfnackenverbindung gibt es nun Übergänge. bei denen der Nackenknorpel zugunsten einer festeren muskulösen Verbindung rückgebildet ist. So hat Appellöf (1898) für *Heteroteuthis dispar* nachgewiesen, daß der Nackenknorpel nur noch als dünnes bogenförmiges Stäbchen erhalten ist, zwischen dem sich der Collaris als dünnes Muskelstratum ausspannt, von dem aus Muskelbündel schräg nach dem Mantel ziehen. Auch für *Idiosepius* fand er als Rudimente zwei Knorpelstäbchen, die an der Verwachsungsstelle der beiden Collarisblätter liegen und ebenfalls eine dünne Muskellage zwischen sich fassen. Bei *Sepietta minor* ist nun auch keinerlei Rudiment von Knorpelstäbchen mehr nachweisbar. Die beiden Collarisblätter vereinigen sich aber dennoch an den beiden Seiten des Nackens, und zwischen den scharf abgegrenzten Verwachsungsstellen zieht ein dünner Muskel (*mu.c*) über den Nacken, der stärker ist als bei *Idiosepius* und dessen Fasern fast ausschließlich vom inneren Collarisblatt stammen, so daß es den Anschein erweckt, als bilde es lediglich eine ununterbrochene Fortsetzung dieses Blattes, an das sich das äußere nur anlegt (Textfig. 38). Der Zwischenraum zwischen der mittleren einfachen Partie des Collaris und der Innenfläche des Mantels wird durch Bindegewebe (*bg*) ausgefüllt. Nur in der dorsalen Mittellinie verwächst der Muskel mit dem Mantel (*x*), so daß man ihn, wenn man bei der Präparation den Mantel zurückzieht in der Mitte auseinanderreißt. Eine andre muskulöse Verbindung habe ich bei *Sepietta* zwischen Collaris und Mantel nicht nachweisen können.



Textfig. 38.

Sepietta minor: Nackenpartie (Querschnitt).

6. Musculi adductores infundibuli.

Die Trichteradductoren befestigen den Trichter an der ventralen Fläche des Kopfes und sind bei den Decapoden gewöhnlich als zwei Paare entwickelt, von denen jedes der beiden Seiten teilweise oder vollständig verschmelzen kann. Letzteres Verhalten erweist sich als charakteristisch für *Abraliopsis*, wo die beiden Muskelplatten sich bis zur Berührung genähert sind. Bei *Chiroteuthis imperator* sind die Muskel jederseits in der Nähe ihres Ursprungs, wo sie den Blindsack

der Vena cava zwischen sich fassen, verschmolzen, gabeln sich aber bald und treten getrennt an den Trichter heran. Chun, der diese Verhältnisse in einer Abbildung darstellt (1910, S. 7), setzt an Stelle der Brockschen Bezeichnungen dieser Muskel (Musc. add. inf. inferiores und superiores) die Bennung anteriores und posteriores, die ich weiterhin anwenden werde.

Die Adductoren von *Doratopsis* entsprechen nach der Schilderung Chuns (1910, S. 297) durchaus denjenigen von *Chiroteuthis,* nur sind sie auf eine größere Strecke mit der Unterseite des Halses verwachsen und laufen dicht neben der Vena cava entlang. Bei *Chiroteuthis* sind sie durch gallertiges Gewebe, in das sie vollkommen eingebettet sind von ihr getrennt.

Bei *Mastigoteuthis Hyorti* sind die beiden Adductoren jeder Seite nicht so weit verschmolzen wie bei den eben geschilderten Formen, sondern sie lassen sich getrennt bis in die Nähe ihres Ursprungs verfolgen. Der Adductor anterior erweist sich hier als ein sehr dünner fadenförmiger Strang, während der Add. posterior bandförmig ist und breit fächerförmig in die Seitenwandungen der Trichters und nach seiner Ventralfläche ausstrahlt. Die Adductoren von *Pterygioteuthis* sind jederseits getrennt; die beiden anteriores gehen aber ineinander über und inserieren am Kopfknorpel mit einem kurzen gemeinschaftlichen Stamm, während die posteriores sich bis zur Berührung genähert sind. Im voraus sei erwähnt, daß auch bei *Octopus vulgaris* die Adductores med. sup. (nach Brock), die den Add. anteriores entsprechen, an ihrer Ursprungsstelle zu einem einzigen Stamm verwachsen sind.

Die Adductoren von *Brachioteuthis* sind beide zu einem dünnen Strang verschmolzen und liegen ziemlich tief. Hierin zeigen sie gewisse Ähnlichkeit mit *Desmoteuthis,* wo sie von außen, wie bekanntlich bei allen Cranchiiden, nicht zu bemerken sind. Man findet sie tief an der dorsalen Trichterwand als dünne weißliche Stränge vor.

Nach Pfeffer (1900) sind bei den Thysanoteuthiden und Ommatostrephiden die Adductoren des Trichters getrennt und bei letzteren der äußere besonders eigenartig entwickelt, indem er beträchtlich verstärkt und nach der Seite gerückt ist, um schließlich als runder Strang eine Verbindung der hinteren Randpartie der Trichtergrube mit der Stelle des Collaris einzugehen, an der sich der Trichter frei von ihm absetzt. Sehr gut ausgebildet findet man diese Verhältnisse bei *Todaropsis Veranyi* vor. Bei den Thysanoteuthiden sind die äußeren Adductoren nicht als freie Stränge, sondern mehr plattenförmig entwickelt.

Eine ähnliche Bildung findet sich bei den Sepioladen (*Sepietta minor*, *Rossia macrosoma*), wo man sie in der Tiefe zwischen der dorsalen Trichterwand und der Trichtergrube als quergestellte Muskelplatten wiederfindet.

Was die übrigen Myopsiden anbelangt, so sind die Adductoren getrennt, und der vordere erweist sich stets schwächer ausgebildet als der hintere, welcher seinerseits in mehrere feine Stränge gespalten ist.

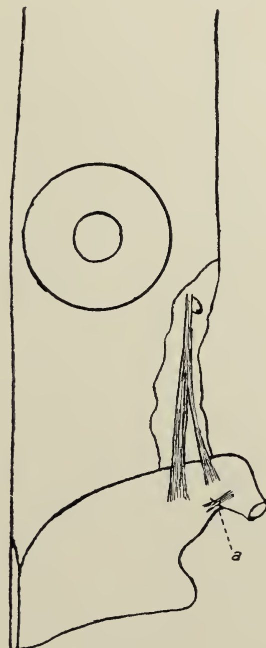
Die Trichtermuskulatur der Octopoden ist reicher entwickelt als die der Decapoden. Brock beschreibt sie (1880, S. 212) von *Argonauta argo*, von der die übrigen Octopoden nur geringe Abweichungen erkennen lassen. Er stellt diese Verhältnisse richtig dar, indem er vier Adductorenpaare unterscheidet, nämlich zwei äußere seitliche und zwei innere, von denen letztere den Adductores anteriores und posteriores der Decapoden entsprechen. Ich will nur hinzufügen, daß die Fasern der Add. inf. laterales superiores bei *Argonauta* breit fächerförmig in die Seitenwandungen des Trichters ausstrahlen und sich in seiner ventralen Mittellinie begegnen. Auch den Bulbo-collaris fand ich bei den mir vorliegenden Octopoden ausgebildet.

Herrn Pfefferkorn verdanke ich den Hinweis auf einen Muskel, der bisher noch nirgends Erwähnung gefunden hat, und den er bei *Eledone moschata* vorfand. Es handelt sich um einen dünnen Muskelstrang, der an der gegen die Halspartie gewendeten Fläche des inneren Collarisblattes inseriert, und zwar dort, wo sich der Trichter durch eine Furche vom Collaris absetzt. Er zieht von der einen Seite zur andern über der dorsalen Trichterwand hinweg und geht mit dieser in der dorsalen Mittellinie eine lockere Verbindung ein, welche durch Bindegewebe vermittelt wird. Ich konnte diesen Muskel noch bei *Octopus vulgaris* nachweisen, während er bei *Tremoctopus* und *Argonauta* fehlt.

Über einen gesonderten Muskel am Trichter selbst findet sich in einer Anmerkung auf Seite 222 bei Brock (1880) eine Angabe, deren Wortlaut hier wiederzugeben gestattet sei. Er schreibt: »Bei *Sepia* und *Loligo* fand ich an den Seitenrändern der ventralen Trichterwand, wenn ich die Haut sorgfältig abpräparierte, nicht weit unter der oberen Trichteröffnung ein Muskelbündel, welches sich von der Trichterwand losmacht, um sich nach kurzem Verlauf fein zugespitzt mit ihr zu vereinigen. Morphologische und physiologische Bedeutung sind mir gleich unverständlich.«

Diesen Muskel vermochte ich auch bei andern Formen nachzuweisen, wo er zuweilen nicht fein zugespitzt verlief, sondern breit in die Trichterwand ausstrahlte.

Bei den Oegopsiden ist er relativ kräftig entwickelt; vor allem tritt er bei *Chiroteuthis imperator* deutlich als weißlicher durch die Haut schimmernder Strang hervor (Textfig. 39 *a*). Er überspannt hier eine deutlich ausgeprägte Furche, die durch die Umbiegung der Trichterspitze zwischen dieser und der ventralen Trichterwand entsteht. Ähnlich repräsentiert sich dieser Muskel auch bei *Mastigoteuthis Hyorti*, nur strahlt er hier nicht breit, sondern fein zugespitzt aus. Am geringsten entwickelt fand ich ihn bei *Abraliopsis Morisii*, wo er nur an seiner ventralen Kante frei ist, während er dorsal noch mit der Trichterwand verwachsen ist. Infolge dieser Ausbildung entsteht jederseits am Trichter eine kleine halbmondförmige Tasche, welche nach hinten und unten offen ist. Wohl ausgebildet erweist er sich wieder bei *Todaropsis Veranyi*, wo beide Kanten frei sind. Hingegen vermochte ich ihn nicht nachzuweisen bei *Pterygioteuthis*, *Brachioteuthis*, *Doratopsis* und *Desmoteuthis*.



Textfig. 39.
Chiroteuthis imperator: Trichtermuskulatur. (Nach Chun, geändert.)

Unter den Myopsiden wird er bei *Rossia*, *Sepietta*, *Heteroteuthis* vollständig vermißt, während er bei *Loligo* und *Sepia* von Brock zuerst aufgefunden wurde. Bei *Sepia elegans* fand ich ihn nur ganz gering entwickelt und fast vollständig mit dem Trichter verwachsen.

Durch vollkommenes Fehlen dieses Muskels zeichnen sich die Octopoden aus.

Was nun seine physiologische Bedeutung anbelangt, so kann vielleicht hierüber *Chiroteuthis* Aufschluß geben. Man sieht nämlich hier deutlich, daß dieser Muskel bei seiner Kontraktion eine Umbiegung der sonst nach vorn gerichteten Trichteröffnung nach hinten bewirken muß. Ob er bei andern Formen auch in diesem Maße hierzu befähigt ist, hängt von der Stärke seiner Ausbildung ab.

II. Teil: Die postembryonale Entwicklung von Callitheuthis reversa.

Unter der Ausbeute der Michael-Sars-Expedition befindet sich eine Anzahl von Histioteuthidenlarven, von denen die kleinsten auf Station 62/19 in einer Tiefe von 300 m zusammen mit ausgewachsenen

Tieren von *Calliteuthis reversa* gefangen wurden. Da es sich hier um eine Reihe verschieden weit entwickelter Tiere handelt, deren Zugehörigkeit zur Gattung *Calliteuthis* sehr wahrscheinlich schien, so war es möglich ihre postembryonale Entwicklung sehr weit zurück zu verfolgen, wenn auch nicht bis zu dem allerjüngsten, eben aus dem Ei geschlüpften Stadium.

Ich lege dieser Untersuchung sieben Exemplare zugrunde und beginne mit dem ältesten, welches die Merkmale von *Calliteuthis reversa* wohl ausgebildet zur Schau trägt. Was die äußere Form anbelangt, so stimmt dieses Exemplar noch durchaus mit dem erwachsenen überein, wenn auch das relative Größenverhältnis zwischen Kopf und Mantel etwas zugunsten des letzteren verschoben erscheint und die geringe Größe des ganzen Tieres von vornherein auf ein Jugendstadium hinweist. Die dorsale Mantellänge beträgt 6 mm, während die Kopfbreite mit Einschluß der Augen 3,2 mm erreicht. Die Breite der Flosse ist mit 2 mm gemessen worden. Man erkennt die Charaktere der Gattung recht gut daran, daß die Flossen relativ klein sind, die dorsale Mittellinie mit ihren Ansatzstellen nicht erreichen, sondern auseinanderklaffen und am hinteren Körperende, welches sie nicht überragen, die charakteristische Einbuchtung zeigen; während die Merkmale der Species durch die Anordnung der Leuchtorgane, die auf den Ventralarmen in drei, auf den übrigen in zwei Reihen sich finden, sinnfällig ausgeprägt werden. Während die Leuchtorgane auf den Armen und der ventralen Kopffläche, wo sie die charakteristischen Schrägreihen erkennen lassen, in großer Zahl wohl ausgebildet sind, findet man auf dem Mantel nur fünf seinem Rande parallele Reihen vor, die die Anordnung in Schrägreihen etwas verwischen, und von denen die erste, d. h. die vorderste zehn, die zweite zwölf, die dritte sieben, die vierte sechs und die fünfte drei aufweist. Die am weitesten nach außen liegenden Organe einer jeden Reihe sind in der Entwicklung am weitesten zurück und auch nur durch das kleine glänzende Schildchen und die vorgelagerte Chromatophore charakterisiert. Am Lidrand der Augen erkennt man rechts 17 und links in einiger Entfernung davon etwa sieben Leuchtorgane, während sie sich auf dem Rücken, auf dem die symmetrische Anordnung der Chromatophoren noch wohl erkennbar ist, nirgends nachweisen lassen.

Die Maße der Arme betragen für das ventrale Armpaar 3 mm, für das dritte und zweite je 5 mm und für das dorsale 4,2 mm, sodaß ihre Formel lautet: 2.3.1.4. Diese bleibt bis auf die jüngsten Exemplare herab die gleiche. Die Saugnäpfe, welche in zwei Reihen ange-

ordnet sind, weisen einen glatten Ring auf und lassen keinerlei Andeutung von Kerben oder Zähnchen erkennen. Die Tentakel, die vollkommen mit denen des erwachsenen Tieres übereinstimmen, vor allem auch darin, daß sie kantig sind, erweisen sich als kräftig entwickelt, erreichen eine Länge von 5,6 mm und sind auf der Außenfläche dicht mit Chromatophoren belegt. Auch ist der »gemshornförmige Knick« und ein Schwimmsaum wohl ausgeprägt. Geruchstuberkel sind zu beiden Seiten des Trichters am Halse nachweisbar.

An dieses Stadium schließt sich eng ein zweites an, welches sich von dem ersten abgesehen von seiner Größe nur durch die geringe Entwicklung der Leuchtorgane unterscheidet. Wohl sind diese an den Armen und an der ventralen Kopffläche in ziemlich bedeutender Anzahl ausgebildet, indessen erkennt man sie auf dem Mantel nur als drei Reihen. Am rechten Lidrand sind wie bei dem vorigen Exemplar 17, am linken in gewisser Entfernung sieben Leuchtorgane nachweisbar. Was die Größe der Arme anbelangt, so maß ich am vierten Armpaar 3,1 mm, am dritten 4,1 mm, am zweiten 4,2 mm und am ersten 4 mm. Die Formel bleibt sich also mit 2.3.1.4 gleich, und die Arme weisen mit Ausnahme des ventralen Paares nur ganz geringe Größenunterschiede auf. Die dorsale Mantellänge beträgt 4,4 mm, die Kopfbreite 3,3 mm und die Breite einer Flosse 1,5 mm. Die Tentakel sind mit ihren 8,2 mm relativ lang und übertreffen sonach die des ersten Exemplars um ein beträchtliches. Die Keule (Taf. XVI, Fig. 11) zeigt noch die charakteristische Verbreiterung wie beim erwachsenen Tier, ist mit einem Schwimmsaum ausgestattet und »gemshornförmig« dorsalwärts gebogen. Der Handteil besitzt in der Mitte etwas vergrößerte Saugnäpfe, während der Carpalteil durch ein quer- und zwei längsgestellte Saugnapfpaare ausgezeichnet ist, zwischen denen ich im ganzen nur vier Knöpfchen erkennen konnte. Die Pigmentierung ist auf der Außenseite der Keule ziemlich lebhaft, und auf dem Stiel kann man eine Mittelreihe großer Chromatophoren erkennen, die von zwei Reihen kleinerer flankiert wird. Auf dem Mantel ist ihre symmetrische Anordnung noch sehr klar erhalten. Die Geruchstuberkel sind wohl entwickelt.

Das nächstfolgende Stadium weist nur geringe Unterschiede von dem vorhergehenden auf. Seine dorsale Mantellänge beträgt 4,2 mm, die Kopfbreite 2,3 mm und die Breite einer Flosse 1,2 mm. Beachtenswert ist der Umstand, daß die Arme im Gegensatz zu älteren Exemplaren hier wie auch bei allen nunmehr folgenden jüngeren Stadien nicht kantig, sondern drehrund sind, und daß auch die Tentakel

nur eine Andeutung von Kanten erkennen lassen. Die Länge der Arme beträgt für das vierte Armpaar 2 mm, für das dritte 3,2 mm, das zweite 3,2 mm und das erste 2,8 mm, so daß die Formel 2.3.1.4 ihre Gültigkeit behält. Die Tentakel erreichen eine Länge von 5 mm. Was nun die Leuchtorgane anbelangt, so lassen sich am rechten Lidrand nur vier und links in einiger Entfernung zwei erkennen. Auf dem Mantel stehen sie in vier Reihen, während sie auf den Armen keine Abweichung vom vorher geschilderten Stadium aufweisen. Die Geruchstuberkel sind scharf vom Halse abgesetzt und die ventralen Mantelecken springen scharf vor.

Das Exemplar, welches sich hieran anschließt (Taf. XVI, Fig. 8), bedeutet trotz seiner etwas größeren Maße doch einen beträchtlichen Schritt rückwärts, der sich außer in der Bildung der Tentakelkeule in der Anordnung der Leuchtorgane dokumentiert. Man findet letztere nämlich lediglich an der ventralen Kopffläche und auf dem vierten Armpaar ausgebildet, während sie auf dem Mantel und den übrigen Armen fehlen. Ebenso ist keine Spur von ihnen an den Lidrändern nachzuweisen. Was nun die Tentakel anbelangt, so erreichen sie eine Länge von 5,8 mm. Ihre Keule aber weist einige primitive Charaktere auf, insofern sie sich kaum vom Stiel absetzt (Taf. XVI, Fig. 12) und eine nur ganz unbedeutende Verbreiterung erkennen läßt. Saugnäpfe sind allerdings noch in großer Zahl vorhanden und stehen dicht gedrängt. Eine Anordnung in Schrägreihen ist kaum feststellbar. Auf dem nur undeutlich gesonderten Carpalteil fehlen Knöpfchen vollständig, man findet nur zwei distal gelegene Saugnapfpaare und auf dem Stiel weit auseinander gerückt drei einzelne Näpfchen. Die Pigmentierung ist an der Außenfläche recht intensiv und die Anordnung der Chromatophoren in drei Reihen etwas gestört. Bemerkenswert ist noch, daß bei diesem Exemplar die ventralen Mantelecken kaum angedeutet sind. Die übrigen Maße betragen:

Dorsale Mantellänge	= 4,5 mm	Kopfbreite	= 3 mm
Flossenbreite	= 1,5 mm	Vierter Arm	= 2,1 mm
Dritter Arm	= 3,2 mm	Zweiter Arm	= 3,2 mm
Erster Arm	= 2,5 mm		

Das Stadium, welches nun folgt (Taf. XVI, Fig. 9) ist beträchtlich kleiner als das vorhergehende; denn seine dorsale Mantellänge erreicht nur 3,7 mm. Der Mantel ist schlanker als bei den vorher geschilderten Stadien, besitzt ein stumpfes sanft gerundetes Hinterende und keine vorspringenden ventralen Ecken. Die Flossen, deren Breite je 1,2 mm

beträgt, überragen das hintere Körperende nicht und sind in der dorsalen Mittellinie nicht verwachsen. Zwischen ihren klaffenden Ansatzstellen erkennt man zwei Paare von Chromatophoren hintereinander, zwischen denen eine in der Mediane liegt. Da die relative Kleinheit der Flossen, der Abstand ihrer Ansatzstellen von der dorsalen Mittellinie und die Tatsache, daß sie das hintere Körperende nicht überragen, für die Gattung *Calliteuthis* überaus charakteristische Merkmale sind, so steht die Zugehörigkeit unsres Exemplars zu dieser außer allem Zweifel.

Die Breite des Kopfes beträgt 3 mm, wovon 2 mm auf die beiden Augen kommen. Sie sind wohl entwickelt, aber im Gegensatz zu erwachsenen Exemplaren, wo sie eine teleskopartige Verlängerung zeigen, hier noch kugelig, wenngleich sich am linken Auge eine Andeutung dafür nachweisen läßt. Bei dem mir vorliegenden Exemplar ist, wie auch bei dem in Fig. 8 abgebildeten das rechte Auge weit vorgestülpt. Hierin unterscheiden sich die Larvenstadien wesentlich von den erwachsenen Formen, denn bei letzteren konnte ich feststellen, daß von 13 mir zur Verfügung stehenden Tieren sechs das linke Auge und niemals das rechte vorgestülpt hatten, während bei den übrigen sieben beide Augen die normale Lage innehatten. Wahrscheinlich steht mit diesem Verhalten die unsymmetrische Anordnung der Leuchtorgane am Lidrand in Zusammenhang. Da diese nämlich direkt am linken Lidrand fehlen, so scheint dies eine Folge davon zu sein, daß bei erwachsenen Tieren dieses Auge zuweilen vorgestülpt wird, wobei dann die Leuchtorgane, wenn sie vorhanden wären, verdeckt, also zwecklos würden. Merkwürdig ist nur, daß bei jungen Tieren zuweilen das rechte Auge diesen Zustand zeigt, allerdings auch nur dann, wenn sich an seinem Lidrand noch keine Leuchtorgane nachweisen lassen.

Als glänzende Schildchen, vor denen eine Chromatophore liegt, treten die Leuchtorgane auf der ventralen Kopffläche und an der Basis des vierten Armpaares hervor. Auf den übrigen Armen fehlen sie, doch glaube ich nicht fehl zu gehen mit der Annahme, daß sich im Anschluß an jede der bei jungen Exemplaren in zwei Reihen auf ihnen angeordneten großen Chromatophoren ein Leuchtorgan entwickelt. Auch auf dem Mantel sind sie nicht zu erkennen, während die Chromatophoren in Parallel- und Schrägreihen plaziert sind.

Der Armapparat ist kräftig entwickelt. Die Länge der einzelnen Arme beträgt für das vierte Armpaar 2,2 mm, für das dritte 2,5 mm, für das zweite 3,4 mm und für das erste 2,3 mm. Recht auffällig ist der große Längenunterschied zwischen zweitem und drittem Armpaar.

Die Formel lautet wiederum: 2.3.1.4. Die Tentakel (Taf. XVI, Fig. 13) sind relativ lang und drehrund und überragen die Arme mit ihren 5,7 mm um ein ziemliches Stück. Sie besitzen an ihrer Außenseite eine Reihe großer Chromatophoren, die aber von kleineren unregelmäßig unterbrochen und begleitet wird. Die Keule ist nicht verbreitert und weist einen nur gering entwickelten Schwimmsaum auf, der kleine Chromatophoren trägt. Die Saugnäpfe stehen ziemlich dicht, sind in der Mitte etwas vergrößert, während ihre Anlagen gegen die Spitze hin als kleine warzenförmige Erhebungen hervortreten. Schrägreihen sind nur undeutlich erkennbar. Am Carpalteil, auf dem sich Knöpfchen nicht nachweisen lassen, findet man ein quergestelltes Saugnapfpaar, an das sich in größer werdenden Abständen drei einzelne Näpfchen anschließen. Die ventralen Mantelecken sind nicht ausgeprägt, und die Geruchstuberkel nur als kleine Erhebungen nachweisbar.

Dieses Stadium entspricht ungefähr einem Exemplar, welches Chun (1910, S. 179) von *Calliteuthis* schildert. Seine dorsale Mantellänge beträgt 3,8 mm, die Kopfbreite 2,5 mm und die Gesamtbreite der Flossen 2,5 mm. Leuchtorgane sind an der ventralen Kopffläche und am Mantel, wenn auch hier weniger scharf ausgeprägt, entwickelt.

Das nun folgende Entwicklungsstadium ist von dem eben geschilderten in bezug auf seine Größe (dorsale Mantellänge = 3,3 mm) und die Anordnung der Leuchtorgane wenig verschieden. Nur in der Tentakelkeule äußert sich eine niedrigere Entwicklungsstufe, insofern sie nicht nur keine Verbreiterung erkennen läßt, sondern auch bedeutend weniger Saugnäpfe ausgebildet sind (Taf. XVI, Fig. 14), während am Carpalteil kein Saugnapfpaar zu bemerken ist. Man findet am Stiel nur zwei einzelne Näpfchen vor, zwischen denen jede Andeutung eines Knöpfchens fehlt. Die Länge der Tentakel beträgt 4,8 mm. Ihr Stiel weist eine Anzahl großer in ungefähr drei Reihen stehender Chromatophoren auf. Der Schwimmsaum ist kaum zu erkennen. Die Länge der Arme ist für das vierte Paar zu 1,5 mm, für das dritte zu 2,3 mm, für das zweite zu 2,8 mm und für das erste zu 2,2 mm gemessen worden (Formel 2.3.1.4). Die ventralen Mantelecken sind nicht erkennbar. Die Flossen sind jede nur 1 mm breit, und ihre Ansatzstellen klaffen auf dem Rücken deutlich auseinander. Am Kopf, dessen Breite 2,2 mm beträgt, sind die Leuchtorgane in ihren Anlagen zwischen den Angen zu erkennen, wo einige in Schrägreihen alternierende Chromatophoren mit einem glänzenden Schildchen ausgestattet sind. Am Mantelrand sind sie nicht nachweisbar.

Als jüngste der mir vorliegenden Larvenformen von *Calliteuthis reversa* repräsentiert sich ein Exemplar, dessen dorsale Mantellänge mit 1,6 mm bedeutend an Größe hinter dem vorigen zurücksteht (Taf. XVI, Fig. 10). Die Kopfbreite beträgt 1,9 mm, während die Flossen eine Breite von nicht mehr als 0,7 mm aufweisen. Sie überragen das hintere Körperende nicht und lassen deutlich ihren dorsalen Abstand erkennen. Die Länge der Arme beträgt für das vierte Armpaar 1,5 mm, für das dritte 2,1 mm, für das zweite 2,3 mm und für das erste 2,1 mm. Mithin ist auch bei diesem sehr jungen Stadium das Verhältnis 2.3.1.4 gegewahrt. Die Tentakel erreichen merkwürdigerweise eine bedeutende Länge, nämlich 5 mm. Ihre Keule ist aber schon recht primitiv, indem sie nur mit etwa 50 Saugnäpfen ausgestattet ist (Taf. XVI, Fig. 15), welche in der Mitte eine ziemlich große freie Fläche lassen. Gegen den Stiel hin erkennt man zwei vereinzelt stehende Näpfchen.

Leuchtorgane sind nirgends zu erkennen, auch bemerkt man am Mantelrand noch keine deutliche Anordnung der Chromatophoren in Parallelreihen, wie überhaupt auf der ventralen Fläche nur wenige ausgebildet sind, während sie dorsal eine streng symmetrische Anordnung zur Schau tragen.

Wie bei dem vorigen Exemplar, so sind auch hier keine Geruchstuberkel nachzuweisen.

Weicht somit dies Stadium durch das Fehlen der Leuchtorgane und die merkwürdige Gestalt der Keule wesentlich von den erwachsenen Tieren der Gattung *Calliteuthis* ab, so wird doch durch die Kleinheit der Flossen, ihren dorsalen Abstand und die Eigenschaft, das hintere Körperende nicht zu überragen, die Zugehörigkeit zu dem Entwicklungskreis dieser Gattung sinnfällig zum Ausdruck gebracht.

Fragt man sich nun, welche Anhaltspunkte sich nach den hier geschilderten Entwicklungsstufen für die Zurückführung einer Larvenform, die recht auffällig von dem ausgebildeten Tier abweicht, auf die Gattung *Calliteuthis* ergeben, so findet man, daß ein Charakter, nämlich die Lage der Flossen und ihre Beziehung zum hinteren Körperende sehr früh auftritt und unzweifelhaft zugunsten dieser Form entscheidet, während die Tentakelkeulen und die Anordnung der Leuchtorgane zu einer Diagnose nicht verwendbar sind.

Leipzig, im Juni 1913.

Literaturverzeichnis.

1817. Cuvier, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Mémoire sur les Céphalopodes. Paris.
1817. — Le règne animal. Les Céphalopodes. Paris.
1829. Delle Chiaje, Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Vol. IV. Napoli.
1832. Owen, Memoir on the pearly Nautilus etc. London.
1833. Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie. Bd. II. Berlin.
1835. Owen, Cephalopoda. Cydopaedia of anatomy and physiology edited by Todd. London.
1844. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.
1846. Lebert und Robin, Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Tiere. Müllers Archiv.
1847—51. Vérany, Mollusques méditeranées etc. 1ère Partie Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes.
1853. H. Müller, Bau der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV.
1860. Margo, Über die Muskelfasern der Mollusken. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. Bd. XXXIX.
1862. Weissmann, Über zwei Typen contractilen Gewebes etc. Zeitschr. f. rat. Med. (3.) Bd. XV.
1862—66. Keferstein, Kopffüßler. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches. Bd. III. Abt. 2.
1863. Wagener, Über die Muskelfaser der Evertebraten. Arch. v. Reichert und Du Bois-Reymond.
1864. Weissmann, Zur Histologie der Muskel. Zeitschr. f. rat. Med. (3.) Bd. XXIII.
1865. Klebs, Die Nerven der organischen Muskelfasern. Virchows Arch. Bd. XXXII.
1869. Boll, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Suppl. 1869.
1876. Gerlach, Über Nervenendigungen in der Muskulatur des Froschherzens. Virchows Arch. Bd. LXVI.
1877. Jhering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.
1880. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morpholog. Jahrb. Bd. VI.
1882. — Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI.
1883. Girod, Recherches sur la peau des Céphalopodes. Zool. Arch. Exp. T. I. (2).
1884. — Recherches sur la peau des Céphalopodes. La ventouse. ibid. T. II. (2).
1884. Rochebrune, Etude monographique de la famille des Eledonidae. Bull. de la Soc. Philom. (VII.) T. VIII. Paris.
1886. Hoyle, Report on the Cephalopoda collected by H. M. S. Challenger. Chall. Reports. Vol. XVI.

1887. Steenstrup, Notae Teuthologicae: Oversigt ov. d. Kongl. Danske Videns. Selsk. Vorh. Kjobenhavn.
1888. Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Ann. Nat. Sc. Zool. (7.) T. VI.
1889. Appellöf, Teuthologische Beiträge I. Ctenopteryx n. g. Bergens Mus. Aarsberetning for 1889.
— — Teuthologische Beiträge II. Chaunoteuthis. ibid.
1891. Wackwitz, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur. Zool. Beitr. von A. Schneider. Bd. III.
1892. Ballowitz, Über den feineren Bau der Muskelsubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.
1893. Samassa, Bemerkungen über die Chromatophoren der Cephalopoden. Verh. d. nat.-med. Ver. Heidelberg.
1894. Appellöf, Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Svenska Akad. Handl. Bd. 25. Nr. 7.
1895. Joubin, Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique nord. Albert I., Prince de Monaco, Camp. scient. Fasc. IX. XVII. Monaco.
— — Céphalopodes recueillis dans l'estomac d'un cachelot. C. R. Ac. Tome CXXI.
1896. Jatta, I cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli (Sistematica). Fauna u. Flora des Golfes von Neapel.
1896. Vaysière, Etude sur l'organisation du Nautile. Ann. sc. nat. Zool. (8.) II.
— Lönnberg, Notes on some rare Cephalopods. Öfv. Ak. Forh. Nr. 8.
1898. — On the Cephalopods collected by the Svedish expedition to Tierra del Fuego. Svenska Exp. Magellansländern II.
— Appellöf, Cephalopoden von Ternate. Abhdlg. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. XXIV. IV.
1899. — Über das Vorkommen innererSchalen bei den achtarmigen Cephalopoden. Bergens Mus. Aarbog f. 1898. Nr. 12.
1900. Steenstrup, Heteroteuthis. D. Kgl. Danske Videns. Selsk. Skrifter 6. IX. 6. Kjobenhavn.
— Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. I. Mollusca.
1900. Rabl, Über Bau und Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden nebst allgemeinen Bemerkungen über die Haut dieser Tiere. Sitzungsber. Akad. Wien. Bd. CIX.
1901. Lafite-Dupont, Fibres et fibrilles musculaires striées du manteau de Sepia officinalis. Trav. Stat. z. Arcachon. Année 1899.
1902. Chun, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verh. d. Zool. Ges.
— Ficalbi, Doratopsis vermicularis larva di Chiroteuthis. Z. Ital. Monit. Anno 13.
— Hescheler, Sepia officinalis L. Neujahrsbl. Nat. Ges. Zürich. 104. Stück.
1904. Bethe, Der heutige Stand der Neuronentheorie. D. med. Wochenschr. Bd. XXX. II.
— Chun, Jugendliche Octopoden. Verh. D. Zool. Ges. 14. Vers.
1905. Marceau, Sur la structure des Muscles du manteau des Céphalopodes. C. R. Akad. Sc. T. CXLI.

1906. Gariaeff, Système nerveux des Céphalopodes. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXI.
1907. Hofmann, Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.
1907. Meyer, Die Anatomie von Opistoteuthis depressa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXV.
1908. Guérin, Contributions à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. Arch. Z. Exp. 8 (4).
— Chun, Über Cephalopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition. Zool. Anz. Bd. XXXIII.
1909. Williams, The common Squid (Loligo Pealii). Leiden.
— Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIX.
1910a. Chun, Die Cephalopoden. I. Teil: Oegopsida. Wiss. Erg. d. D. Tiefsee-Expedition.
1910b. — Spirula australis. Ber. Math.-Phys. Kl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. LXII.
— Wülker, Über japanische Cephalopoden. München.
— Hoyle, Cephalopoda. Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena. Bd. XVI (4).
— Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXX. (II.)
— Hofmann, Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? Pflügers Arch. Bd. CXXXII.
— — Chemische Reizung und Lähmung markloser Nerven und glatter Muskeln wirbelloser Tiere. Ibid.
— Rabl, Über die Chromatophoren der Cephalopoden, Verh. D. Zool. Ges. 10. Vers.
1912. Pfeffer, Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Plankton-Exp. d. Humboldt-Stiftung. Bd. II. Fa. Kiel u. Leipzig.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

mu.circ., Ringmuskelfasern;
mu.long., Längsmuskelfasern;
mu.long.ext., äußere Längsmuskelfasern;
mu.long.int., innere Längsmuskelfasern;
mu.rad., Radiärmuskelfasern;
e, äußeres Mantelepithel;
ep, inneres Mantelepithel;
bg, Unterhautbindegewebe;
bg_1, äußere Schicht des Unterhautbindegewebes;
bg_2, innere Schicht des Unterhautbindegewebes;
bg^1, inneres Bindegewebe;
mh, Hautmuskelbündel;
mu, Muskelfasern;
nu, Zellkern;
v, Blutgefäß;
w, Wabenlamellen;
n, Nerv;
cart, Knorpel;
nk, Nackenknorpel;
nk^1, Flügel des Nackenknorpels;
mu.rect.abdom., Musculus rectus abdominis;

mu.depr.inf., Musculus depressor infundibuli;
mu.coll., Musculus collaris;
mu.retr.cap.lat., Musculus retractor capitis lateralis;
mu.add.pall.lat., Musculus adductor pallii lateralis;
c.e., äußeres Blatt des Collaris;
c.i., inneres Blatt des Collaris.

Tafel XV.

Fig. 1. Flossenmuskel von *Sepietta minor*;

Fig. 2. Schnitt durch ein Hautorgan von *Mastigotheuthis Hyorti* Chun. Vergr. 333.

Fig. 3. Darstellung eines Hautorgans von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun.

Fig. 4. Ansicht des ventralen Augenorgans von *Mastigotheuthis Hyorti* Chun. Vergr. 14.

Fig. 5. Leuchtzellen des Ventralorgans von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun. Vergr. 700.

Fig. 6. Leuchtzellen des vorderen Augenorgans von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun. Vergr. 700.

Fig. 7. Ventrales Augenorgan von *Mastigoteuthis Hyorti* Chun. Eintritt eines Nerven (*n*) in den Reflector (*refl.*).

Fig. 5—7. Längsschnitte.

Tafel XVI.

Calliteuthis reversa juv.

Fig. 8. Exemplar Nr. 4. Vergr. etwa 12,5 : 1.
Fig. 9. Exemplar Nr. 5. Vergr. etwa 12,5 : 1.
Fig. 10. Exemplar Nr. 7. Vergr. etwa 12,5 : 1.
Fig. 11. Exemplar Nr. 2. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 12. Exemplar Nr. 4. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 13. Exemplar Nr. 5. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 14. Exemplar Nr. 6. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.
Fig. 15. Exemplar Nr. 7. Linke Keule. Vergr. etwa 22,5 : 1.

Vita.

Ich, Fritz Richard Tippmar, evangelisch-lutherischer Konfession, wurde am 11. September 1889 in Glauchau geboren als Sohn des Kaufmanns Richard Ludwig Tippmar († 1909) und seiner Frau Clara geb. Falck. Zunächst besuchte ich die Bürgerschule und Realschule meiner Vaterstadt, welch letztere ich Ostern 1906 mit dem Reifezeugnis verließ, um in die Obersekunda des Realgymnasiums zu Zwickau einzutreten. Auf dieser Anstalt erlangte ich Ostern 1909 das Maturitätszeugnis. Ich studierte nun auf den Universitäten Jena und München und ging dann im Herbst 1910 nach Leipzig. Hier hörte ich Vorlesungen bei folgenden Herren Dozenten: Barth, Chun, Credner, Dittler, Hantzsch, Hempelmann, Miehe, Partsch, Pfeffer, Rinne, Sieglbauer, Simroth, Spranger, Steche, Wagner, Wiener, Woltereck, Wundt.

Im Zoologischen Institut arbeitete ich 5 Semester.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


Fig. 1.
mu. pin. sup.
mu. pin. inf
x


Fig. 2.

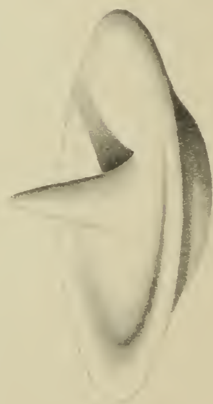
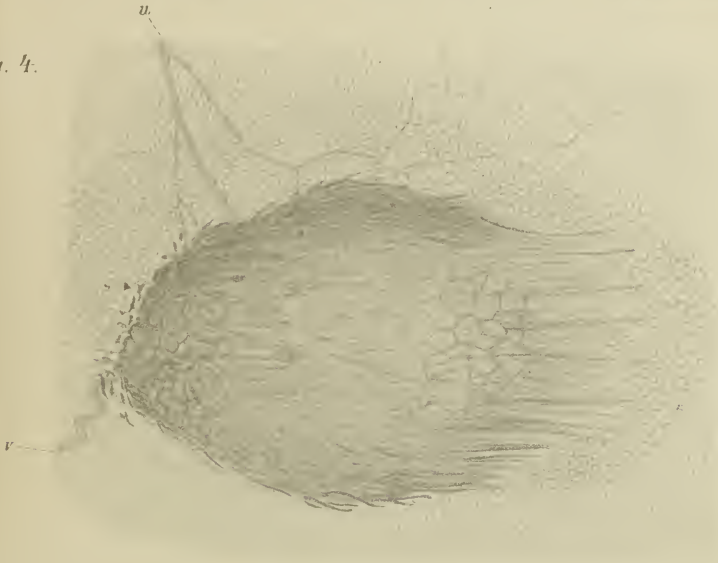

Fig. 3.

Fig. 4.



. 5.

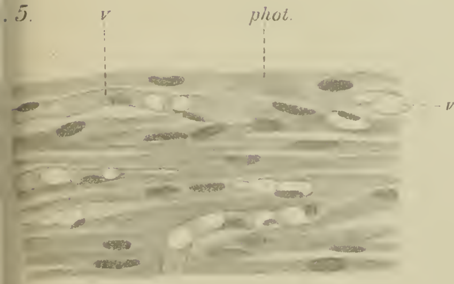


Fig. 6.

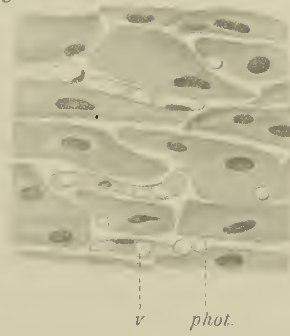


Fig. 7.



zig und Berlin.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

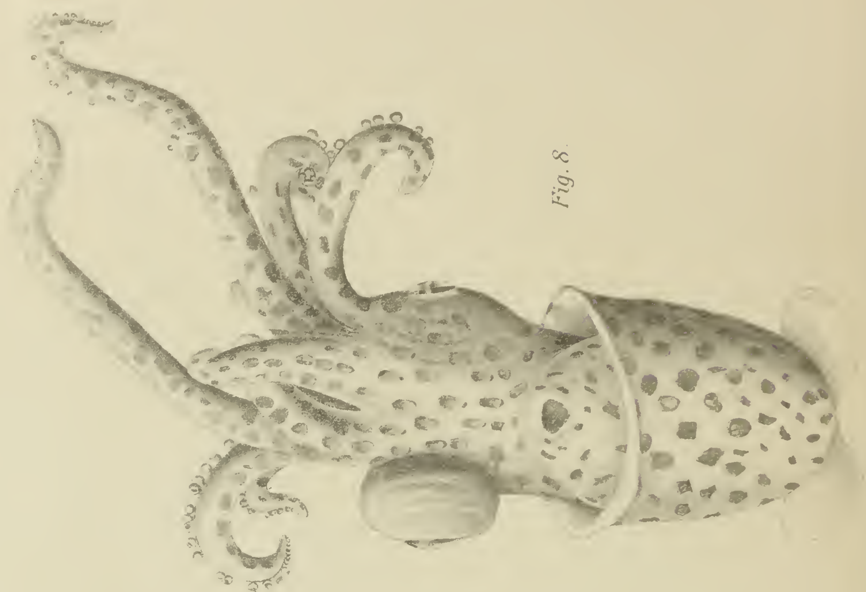


Fig. 8.

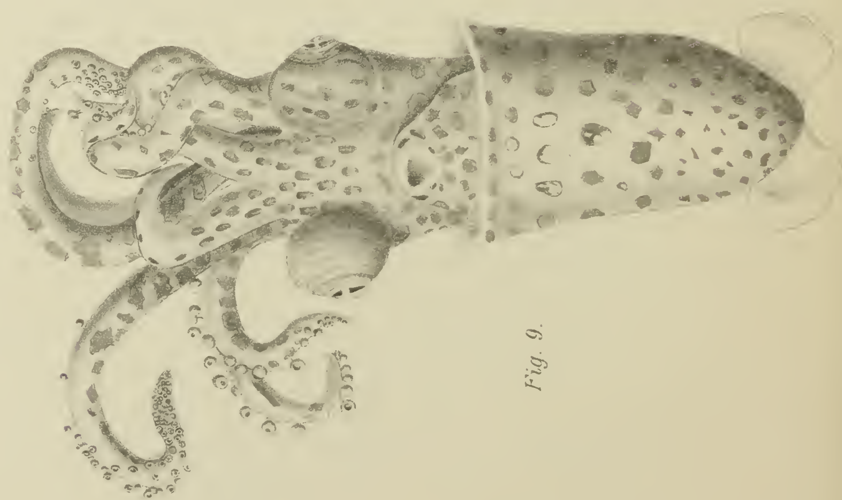


Fig. 9.

Fig. 10.



Fig. 11.

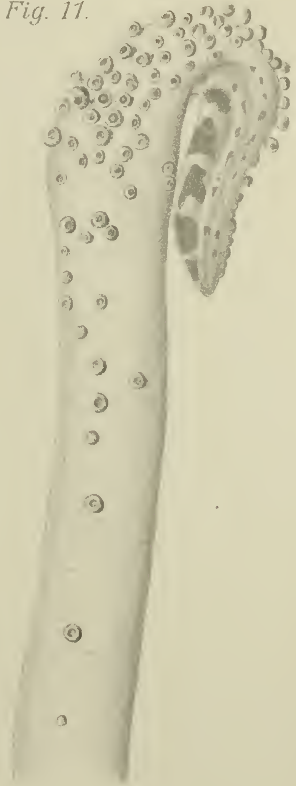


Fig 13.



Fig 12.

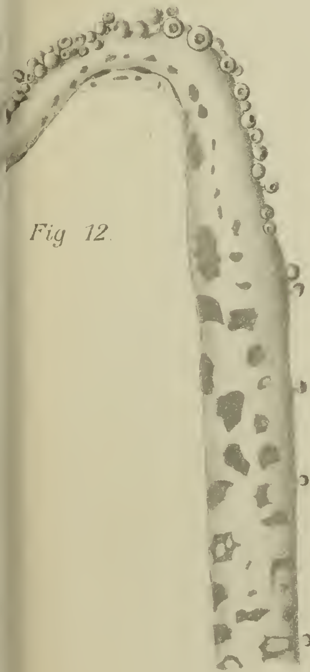


Fig. 15.

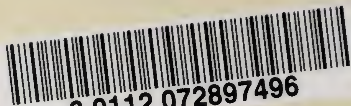


Fig 14.



zig und Berlin.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


3 0112 072897496